А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLIII

4

АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1958 ЛЕНИНГРАД

Чэн Хуань-юн и Куан Кэ-жэнь

НОВЫЙ РОД *PINACEAE CATHAYA* CHUN ET KUANG GEN. NOV. ИЗ ЮЖНОГО И ЗАПАДНОГО КИТАЯ

С 10 таблицами рисунков

(Получено 18 XII 1957)

Cathaya Chun et Kuang gen. nov.

Стробилы однодомные. Мужские шишки прямостоячие, сначала продолговатояйцевидные, позже колосовидные, возникающие в пазухах листьев, на однолетних побегах боковых, слегка укороченных веточках третьего или четвертого года (или более), одиночные, но часто сближенные по 2—3 и образующие ложную мутовку, подпираемые многорядными, черепитчатыми, перепончатыми, бесцветными кроющими чешуями, а также у самого основания, мелкими листьями, на верхней поверхности покрытыми мельчайшими железистыми волосками. Микроспорофиллы многорядные, спирально собранные, почти сидячие или с очень короткой ножкой, со связником, выходящим за пределы спорангиев на отвернутую, вееровидную, по краю мелкозубчатую пластинку; спорангиев два, продолговатых, приросших, более или мевее параллельных, расщепленных продольной трещиной; микроспоры (пыльцевые зерна) — с обеих сторон снабженные в качестве придатка воздушным мешком. Женские шишки почти яйцевидные, на короткой ножке или почти сидячие, отходящие от основания или ниже верхушки побегов более удлиненных веточек, по числу и расположению такие же, как мужские шишки и также снабженные чешуями и уменьшенными, но лишь очень скудно железистоопушенными листьями. Семенные чешуи многорядные, спирально черепитчатые, некоторые в базальной части сережек пустые, после оплодотворения сильно увеличивающиеся. Кроющие чешуи свободные, дельтовиднояйцевидные, на верхушке оттянутые в длинное хвостовидное окончание, после оплодотворения едва или мало изменяющиеся. Зрелые шишки среди мелких боковых веточек сидячие, почти яйцевидные, остающиеся в течение ряда лет, сначала прямостояче отклоненные, с возрастом более или менее отогнутые. Семенные чешуи намного превосходящие маленькую, пленчатую, остроконечнохвостатую кроющую чешую, прижато черепитчатые, позже растопыренные, в очертании почти округлые, сильно вогнуто-выпуклые, толстые, жестковатые, на спинке часто продольно полосатые, более или менее опушенные, после опадания семян остающиеся; каждая семенная чешуя несет снизу пару заметно крылатых семян. Семя обратнояйцевидное, крыло семени более короткое, чем чешуя, не охватывающее в виде колпачка (как обычно у *Picea*) наружную (т. е. обращенную к чешуе) поверхность тела семени и нижний конец семявхода, но только покрывающее внутреннюю (т. е. обращенную к оси) поверхность и потому легко отделяющееся. Зародыш нормальный, с 3—4 семядолями, прорастающими над поверхностью земли.

Вечнозеленые высокие деревья, горизонтально ветвящиеся; побеги диморфные, боковые бесплодные, укороченные, как у *Larix*, с удлиненными, чуть вздутыми подушками, хорошо выделяющимися из узких борозд, снабженные почти четырехугольноокруглым рубчиком, частью расположенным, как у *Larix*, на самой верхушке подушки, частью, как у *Picea*, немного ниже верхушки (т. е. с подушкой, выступающей немного вперед за основание листа). Почки без смолы, конечные — выступающие, почти яйцевидные, покрытые опадающими, пленчатыми почечными чешуйками и их рубцами, окружающими основание побегов. Листья по форме напоминают американские виды *Pseudotsuga*, линейные, часто почти серповидные, на верхушке цельные, у основания коротко черешчатые, расположенные спирально, все звездчато отклоненные, на укороченных побегах почти мутовчато сближенные, у самого основания сочлененные, но на высушенных образцах не отделяющиеся от побега, оставляющие рубец, довольно сильно выдающийся после опадения листа; самые молодые листья отороченные по краю бахромкой из исчезающих ресничек, сверху усаженные мелкими, более или менее остающимися волосками, взрослые сверху плоские, в середине бороздчатые, интенсивно зеленые, снизу ярко-зеленые, близ средней выступающей жилки с двумя серебристыми полосками моноцикличных устьиц.

Двулетние листья в поперечном сечении имеют 2 боковых смоляных хода, расположенных под эпидермой. Клетки эпидермы кубические, склеренхиматические, кутикула толстоватая, гладкая, на вентральной и дорзальной поверхностях (исключая среднюю жилку) слегка покрытая сосочками. Кубические клетки гиподермы более или менее склеренхиматические, сверху двурядные, наружный ряд сплошной, внутренний прерывистый, снизу однорядные, сплошные. Мезофилл толстый, расположенный почти в центре; клетки палисадной ткани многоугольные, как у *Pinus*, с сильно складчатыми стенками, сверху двурядные, снизу однорядные; клетки губчатой ткани продолговатые или овальные, с извилистовыемчатыми и слегка складчатыми стенками.

Особый род, не являющийся близко родственным к какому-либо другому роду *Pinaceae*.

Известны 2 вида, встречающиеся ныне в дикорастущем состоянии в южном и западном Китае, один в провинции Гуанси, другой на горе Кингфу в провинции Сычуань; кроме того известен еще один ископаемый вид, найденный в Германии («Frankfurter Klärbecken-Flora», Frankfurt am Main).

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang sp. nov.

Дерево до 20 м выс., ствол 40 см в диаметре и толще, кора более старых деревьев пепельно-серая, неправильно растрескавшаяся на тонкие пластинки. Ветви первого порядка горизонтально отклоненные. Годовалые веточки коричневато-соломенно-желтые, довольно густо покрытые короткими жесткими буро-желтыми волосками, развиваются из боковых почек более старых ветвей вместо ежегодно недоразвивающихся вегетативных побегов, растущие медленно, в течение многих лет; однолетние ветви соломенно-желтые, оголяющиеся. Подушки линейнопродолговатые или линейные, на спинке несколько выпуклые, оканчивающиеся бледными, почти четырехугольноокруглыми рубчиками. Почки яйцевидные или коническияйцевидные, туповатые, желто-коричневые, голые, конечные 6—8 мм дл. Листья различной формы, рассеянные на удлиненных веточках, радиально отклоненные, большей частью 4—5 см дл., 2.5—3.0 мм шир.; листья веточек, представляющих ложные брахибласты (укороченные побеги), собранные почти мутовчато, немного более 2.5 см дл., молодые по всему краю отороченные реснитчатыми волосками,

на вершине острыми, затем, после опадения ресничек, помеченные рубчиками, все толстые, жесткие, линейные, по краю узко отвернутые, в поперечном сечении с закругленными наружными углами, более или менее серповидные, реже прямые, на верхушке закругленные, у основания постепенно оттянутые в короткий, слабо заметный черешок, на спинке у средней уплощенной жилки в углубленной бороздке грязно коротко-опушенные, в других местах, преимущественно ниже середины пластинки, рассеянно коротковолосистые, или позже повсюду голые, в сухом виде сверху бледно- желто-коричневые или интенсивно коричневые, снизу более бледные, вдоль слегка выдающейся жилки с обеих сторон снабженные сизо-белыми полосками устьиц, расположенных в 11—17 рядов, значительно более широкими, чем зеленые полосы по краям. Мужские стробилы продолговатояйцевидные, около 2 см дл., 8—9 мм толщ., цилиндрические, 5—6 см дл., полусидячие, у основания окруженные листочками. Последние бледно-коричневые, пленчатые, бесцветные, по краю неровнозубчатые, на спинке выпуклые; внутренние более крупные, широкояйцевидные, вплоть до обратнояйцевидных, около 6—8 мм дл., 4—5 мм шир., наружные большей частью почти широкотреугольные, у самого основания подпертые многочисленными уменьшенными листьями около 8—10 мм дл. и 1 мм шир., микроспорофиллы желтые, около 6 мм дл. Женские стробилы яйцевидные до продолговатояйцевидных, 8—10 мм дл., около 3 мм толщ., чешуи, несущие семяпочки, почти округлые до широкопочковидных, около 2 мм дл., 2.5 мм шир., толсто мясистые, вогнуто-выпуклые, желто-зеленые, на спинке сизоватые; прицветники широкотреугольные до треугольнояйцевидных, 1—4 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., на верхушке хвостовидно удлиненные, по краю неровнопильчатые и волнистые, пленчатые, желто-коричневые, до опыления значительно превосходящие плодущие чешуи, при плодах значительно короче семенной чешуи, треугольные.

Зрелые шишки продолговатояйцевидные или удлиненнояйцевидные, около 3—5 см дл., 1.5—2 см в диаметре; чешуи в числе 13—16, округлые, широкоокруглые или яйцевидноокруглые, 15—25 мм дл., 10—25 мм шир., при созревании каштаново-коричневые, после этого темно-коричневые и прямостояче отклоненные, на спинке, особенно в скрытой части густо коротко опушенные почти прозрачными волосками. Семена косо обратнояйцевидные, у основания острые, неясно сжатые, 5—6 мм дл., 3—4 мм толщ., оливково-черноватые, испещренные неправильными, более бледными пятнами; крыло около 10—15 мм дл., 4—6 мм шир., пленчатое, почти бесцветное, асимметрично продолговатоэллиптическое, с одной стороны более согнутое, схватывающее семя почти до основания, наверху плоское, внизу напротив семени вогнутое, темно окрашенное.

Обитает в провинции Гуанси.

Образцы хранятся в гербарии Института ботаники южного Китая АН КНР.

Cathaya nanchuanensis Chun et Kuang sp. nov.

Вид, хотя и недостаточно изученный, но на основании формы и анатомической структуры листьев, а также по признакам строения вегетативных частей, без сомнения должен быть отнесен к этому роду. От описанного выше вида легко отличается листьями, снабженными снизу полосками устьиц, расположенных только в 9—13 рядов, по ширине почти равных зеленым полоскам, расположенным по краю, с наружными углами в поперечном сечении островатыми, а не закругленными, а кроме того, с краевыми ресничками молодых листьев на вершине тупыми, а не отчетливо острыми.

Обитает в провинции Сычуань.

Тип хранится в гербарии Института ботаники АН КНР в Пекине.

Ископаемый вид

Cathaya loehri (Engelhardt et Kinkelin) Chun et Kuang, comb. nov.

Keteleeria loehri Engelhardt et Kinkelin у Karl Mägdefrau (1953), Paläobiologie der Pflanzen: 348, рис. 279, фиг. *е* — рисунок неправилен и нечеток, оригинал же работы (H. Engelhardt u. F. Kinkelin. Oberpliozäne Flora und Fauna des Untermaintales. Abh. d. Senckenberg. Naturforsch. Ges. *29*, 1908) у нас отсутствует.

Судя по рисунку в указанном источнике, *Keteleeria loehri* несомненно относится к нашему роду.

Институт ботаники южного Китая
и Институт ботаники Академии наук
КНР в Пекине.

GENUS NOVUM PINACEARUM EX SINA AUSTRALI ET OCCIDENTALI

auctoribus

Chun Woon young

Instituti Botanici Austro-Sinensis

et

Kuang Ko zen

Instituti Botanici Pekingensis
Academiae Sinicae

Cathaya [1] Chun et Kuang gen. nov.

Arbores monoecae. Strobili masculini erecti initio oblongo-ovoidei dein spiciformes, in innovationibus annotinisque ramulorum lateralium subabbreviatorum anni tertii quartive vel ultra ad axillas foliorum nascentes solitarii sed saepe 2—3 approximati et pseudo-verticillum formantes, bracteis involucralibus squamiformibus pluriseriatis imbricatis membranaceis hyalinis necnon ima basi foliis diminutis in facie superiore pilis minimis glandulosis tectis; microsporophylla multiseriata spiraliter conferta subsessilia vel brevissime stipitata, connectivo ultra sporangia in laminam reflexam flabelliformem margine denticulatam expanso, sporangiis duobus oblongis adnatis plus minusve parallelis rima longitudinali dehiscentibus, microsporis (pollinis granulis) utroque latere vesiculo aerifero appendiculatis. Strobili feminei subovoidei breviter stipitati vel subsessiles, ad basin vel infra apicem innovationum ramulorum magis elongatorum abientes, numero dispositioneque strobilis masculinis similes, etiamque squamis et foliis diminutis sed minime glanduloso-pilosis praediti; squamae ovuliferae pluriseriatae spiraliter imbricatae, nonnullae in parte basali strobilorum inanes, post fecundationem valde auctae; bracteae subtendentes a squama liberae, deltoideo-ovatae, apice in caudam longam attenuatae, post fecundationem vix vel parum mutatae. Strobilimaturi

---

[1] Nomen datum est ex «Cathay» nomine antiquarum Sinarum ipsarum, in gloriam patriae nostrae Reipublicae Popularis Sinicae.

inter ramulos parvos laterales sessiles subovoidei per multos annos persistentes, ab initio erecto-patentes aetate plus minusve deflexi; squamae seminiferae bracteam parvam membranaceam caudato-acuminatam multo superantes, appresse imbricatae mox hiantes, ambitu suborbiculares valde concavo-convexae crassae rigidulae, dorso saepe longitudinaliter striatae plus minusve pubescentes, post semina delapsa persistentes sub quaque semina gemina conspicue alata ferentes. Semen obovoideum, ala crustacea quam squama breviore more Piceae faciem exteriorem (squamam versus) corporis seminis atque extremum inferum micropylare non calyptratim amplectenti sed faciem interiorem (adaxialem) tantum obtegenti itaque facile soluta; embryo normalis, cotyledonibus 3—4, germinatione epigeis.

Arbores sempervirentes procerae, horizontaliter ramosae; ramuli dimorphi, laterales steriles modo Laricis abbreviati, pulvinis elongatis vix tumidis sed ex sulcis angustis bene delimitatis, cicatrice subtetragono-orbiculari partim ritu Laricis in pulvini summo apice, partim ritu Piceae paulnlo infra apicem sita (scil. pulvino paulo ultra basin folii introrsum producto) praediti; gemmae eresinosae, terminales prominentes subovoideae, perulis membranaceis deciduis et earum cicatribus basin innovationum cingentibus obtectae. Folia linearia saepe subfalcata apice integra basi breviter petiolata spiraliter inserta undique stellatim patentia, in ramulis abbreviatis subverticillatim approximata, ima basi disarticulata sed in speciminibus exsiccatis a ramulo haud secedentia cicatricem post folium delapsum satis prominentem relinquentia, prima juventute margine ciliis evanidis fimbriata, supra pilis minutis plus minusve persistentibus obsita, adulta supra plana medio sulcata intense viridia, subtus laete viridia juxta costam mediam prominentem stomatum monocyclicorum fasciis duabus pulcherrime argentata.

Anatomia folii biennis in sectione transversali: canales resiniferi 2 laterales sub epidermide positi; epidermidis cellulae cubicae sclerenchymaticae, cuticula crassiuscula, supra subtusque praeter costam mediam leviter papillosa laevi; hypodermidis cellulae cubicae plus minusve sclerenchymaticae, supra biseriatim ordinatae, serie exteriore contigua, interiore interrupta, subtus uniseriatae contiguae; mesophyllum crassum subcentricum, cellulis telae paliformis more Pini polygonalibus, parietibus valde plicatis, supra biseriatis subtus uniseriatis, cellulis telae spongiosae oblongis ovalibusve, parietibus flexuoso-sinuatis leviter plicatis instructum.

Genus peculiare nulli alii Pinacearum arcte affine.

Species duae notae, australium occidentaliumque Sinarum incolae, una in provincia Kwangsi, altera in Monte Kingfu provinciae Szechuan sponte vegetant, et insuper una species fossilis in Germania («Frankfurter Klärbecken-Flora», Frankfurt am Main) inventa erat.

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang sp. nov.

Tab. I—V, VII—X

Arbor usque 20 m alta trunco 40 cm diametro vel ultra, cortice cinereo arborum vetustiorum in lamellas tenues irregulariter fisso. Rami primarii horizontaliter patentes; ramuli hornotini brunneo-straminei pilis brevibus fulvo-hirtis satis dense vestiti, annotini straminei glabrescentes, illi e gemmis lateralibus ramulorum vetustiorum innovationibus quotannis suppressis fere obsoleti per multos annos pigre accrescentes; pulvini lineari-oblongi vel lineares dorso convexiusculi cicatricibus subtetragono-orbicularibus pallidis terminati. Gemmae ovoideae vel conico-ovoideae obtusiusculae flavo-brunneae glabrae terminales saepe 6—8 mm longae. Folia difformia

in ramulis elongatis dispersa radiatim patentia plerumque 4—5 cm longa 2.5—3 mm lata, ea ramulorum pseudo-brachyblasticorum subverticillatim conferta vix ultra 2.5 cm longa, juvenilia toto margine pilis acutis ciliolata dein ciliiorum delapsorum cicatriculis notata, omnia crassa rigida linearia margine anguste revoluta, in sectione transversali angulis externis rotundatis, plus minusve falcata rarius recta, apice rotundata basi in petiolum brevem indistinctum gradatim attenuata, dorso ad costam mediam applanatam in sulcum infossam sordide puberula alibi praesertim infra medium laminae disperse pilosula vel mox ubique glabrata, in sicco supra pallide flavo-brunnea vel intense brunnea subtus pallidiora costae parum elevatae utrinsecus fasciis stomatiferis glauco-candidis e stomatibus 11—17-seriatis compositis fasciis marginalibus viridibus multo latioribus instructa. Strobili masculini inaperti oblongo-ovoidei circ. 2 cm longi 8—9 mm crassi, tempore florendi cylindracei 5—6 cm longi, subsessiles, basi bracteis pallide brunneis membranaceis hyalinis margine irregulariter denticulatis dorso convexis, interioribus majoribus late ovatis vel obovatis circa 6—8 mm longis 4—5 mm latis, exterioribus plerumque subtriangularioblatis circumdati, ima basi foliis pluribus diminutis circa 8—10 mm longis 1 mm latis suffulti; microsporophylla flava circa 6 mm longa. Strobili feminei ovoidei vel oblongo-ovoidei, 8—10 mm longi circ. 3 mm crassi; squamae ovuliferae suborbiculares vel reniformi-oblatae sub pollinatione circ. 2 mm longae 2.5 mm latae crassae carnosae concavo-convexae luteo-virides dorso glaucescentes; bracteae triangularioblatae vel triangulari-ovatae 1—4 mm longae 1.5—2.5 mm latae, apice longe caudatae margine irregulariter serrulatae undulataeque, membranaceae luteo-brunneae, ante pollinationem squamis fertilibus multo majores, sub fructu quam squama seminifera multo breviores triangulares. Strobili maturi oblongo-ovoidei vel elongato-ovoidei circ. 3—5 cm longi 1.5—2 cm diam.; squamae 13—16, orbiculares oblato-orbiculares, vel ovato-orbiculares, 15—25 mm longae 10—25 mm latae, maturitate castaneo-brunneae posthac atro-brunnescentes et erecto-patentes, dorso praecipue parte occulta pilis subpellucidis dense puberulae. Semina suboblique obovoidea basi acuta obscure compressa 5—6 mm longa 3—4 mm crassa olivaceo-nigricantia maculis pallidioribus irregularibus picta; ala sejuncta circ. 10—15 mm longa 4—6 mm lata, scariosa subhyalina asymmetrice oblongo-elliptica, uno latere magis curvato fere ad basin semen circumdante, superne plana inferne semen adversum concava atro-colorata.

Habitat in Prov. Kwangsi: Lungsheng Hsien, leg. mense Maio, a. 1955, a collectoribus Expeditionis Kwangfu Lingchü, i. e. «ad regionem sylvaticam Kwangfuensem» — sub. num. 00198, Typus, ibidem, Maio — Julio 1956. **H. C. Lei** a. **H. C. Chung**, 400044, 400046 **H. L. Hsn** a. **H. F. Tan**, 700906. Specimina in Herbario Instituti Botanici Austro-Sinensis Academiae Sinicae servata.

Cathaya nanchuanensis Chun et Kuang sp. nov.

Tab. VI, VII

Species quamquam non satis cognita ob indolem partium vegetativarum, foliorum tamen forma structuraque anatomica huic generi sine dubio est referenda, a typo generis supra descripto foliis subtus fasciis stomatiferis e stomatibus tantum 9—13 seriatis compositis et fasciis viridibus marginalibus subaequilatis, in sectione transversali angulis externis acutiusculis non rotundatis, praeteroa foliorum juvenilium ciliis marginalibus apice obtusis non manifeste acutis facile distinguenda est.

Hab. in Prov. Szechuan: Nanchuan Hsien, **Y. C. Yang** num. 3163, **Typus**, in Herb. Inst. Bot. Pekingensis.

Species fossilis

Cathaya loehri (Engelhardt et Kinkelin) Chun et Kuang, comb. nov.

Keteleeria loehri Engelhardt et Kinkelin apud Karl Mägdefrau: Paläobiologie der Pflanzen 348, Abb. 279, fig. *e* (1953), odiosum et molestum est opus originale autem (Engelhardt H. u. F. Kinkelin: Oberpliozäne Flora und Fauna des Untermaintales, Abh. d. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 29, 1908) nobis deest.

Judicante figura l. c. sub nomine *Keteleeria loehri* absque dubio ad hoc genus pertinet.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ I—X

Таблица I

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — плодущая веточка; *2* — часть веточки с удаленными листьями, видны листовые рубцы и подушки; *3* — семенная чешуя из нижней части шишки; *4* и *5* — то же, из средней части шишки; *6* — то же, из верхней части шишки; *7* — кроющая чешуя, вид сбоку; *8* — семенная чешуя вместе с кроющей чешуей, вид со спинки; *9* — то же, при более сильном увеличении, видно опушение; *10* — семенная чешуя с двумя семенами, вид с вентральной стороны; *11* — семя с крылом; *12* — семя, вид изнутри; *13* — семя, вид снаружи, со стороны чешуи; *14* — семя, вид сбоку; *15* — семя с удаленным крылом, вид снаружи; *16* — семя, вид изнутри; *17* — семя, кожура удалена; *18* — семя в продольном разрезе, видны зародыш с 3 семядолями и подвесок; *19* — зародыш с 4 семядолями.

Размеры деталей: *1*, *3*, *4*, *5*, *6*, *11* — ¾ натур. вел.; *2*, *8*, *10*, *12*, *13*, *14* — увел. 2¼; *7*, *15—18*—увел. 4½; *9* — увел. 18.

Таблица II

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — веточка с женскими шишками; *2* — часть веточки с молодой женской шишкой; *3* — часть веточки с женской шишкой после оплодотворения; *4* — часть приосновного листа женской шишки (с вентральной стороны), покрытая мелкими железистыми волосками; *5* — то же, вид со спинки, по краю видны железистые реснички; *6* — кроющая чешуя из основания сережки, вид со спинки; *7* — кроющая чешуя из нижней части сережки, вид со спинки; *8* — то же, вид с вентральной стороны; *9* — кроющая чешуя средней части стробила, вид со спинки; *10* — то же, вид с вентральной стороны, видна семенная чешуя, несущая семяпочки, и две семяпочки перед оплодотворением; *11* — кроющая чешуя из верхней части сережки, вид со спинки; *12* — кроющая и семенная чешуя из средней части сережки, вид с вентральной стороны, видны две семяпочки после оплодотворения.

Размеры деталей: *1*, *2*, *3*, *4*, *5* — ¾ натур. вел.; *6*, *7*, *8*, *9*, *10*, *11*, *12* — увел. 9.

Таблица III

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — веточка с молодыми мужскими шишками (микростробилами); *2* — веточка со зрелыми мужскими шишками; *3* — наружная чешуя обертки; *4* и *5* — внутренние чешуи обертки; *6* — чешуя зрелой мужской шишки, расщепленная на верхушке; *7* — молодой микроспорофилл, вид сверху; *8* —то же, вид снизу; *9* — то же, вид сбоку; *10* — то же, вид со стороны верхушки; *11* — микроспорофилл после раскрывания микроспорангиев, вид сбоку; *12* — то же, вид снизу; *13* — то же, вид со стороны верхушки; *14* — микроспора (пыльцевое зерно), вид сбоку.

Размеры деталей: *1*—¾ натур. вел.; *2*, *3*, *4*, *5*, *6*, — увел. 4½; *7*, *8*, *9*, *10*, *11*, *12*, *13* — увел. 9; *14* — увел. 900.

Таблица IV

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — часть молодой веточки; *2* — поперечный разрез молодой веточки; *3* — верхушечная почка; *4* — проросток; *5* — молодой лист; *6* — то же, с вентральной стороны (части, основания, верхушки и средняя часть (увел. 9); *7* — то же, вид со спинки;

8 — лист молодого дерева; *9* — то же, вид с вентральной стороны; часть основания, часть верхушки и средняя часть; *10* — то же, вид со спинки.

Размеры деталей: *1*, *4*, *5*, *8* — ¾ натур. вел.; *3* — увел. 2¼; *6*, *7*, *9*, *10* — увел. 9; *2* — увел. 18.

Таблица V

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — поперечный разрез взрослого листа плодущей веточки; *2* — лист еще не раскрывшийся, вид со спинки и с вентральной стороны; *3* — взрослый лист плодущей веточки; *4* — то же, с вентральной стороны, видны часть основания, верхушки и средняя часть листа; *5* — то же, вид со спинки.

Размеры деталей: *1* — увел. 60; *2* — увел. 18; *3* — ¾ натур. вел.; *4*, *5* — увел. 9.

Таблица VI

Cathaya nanchuanensis Chun et Kuang

1 — поперечный разрез взрослого листа плодущей веточки; *2* — лист еще не раскрывшийся в почке, вид с вентральной и спинной стороны; *3* — взрослый лист плодущей веточки; *4* — то же, вид с вентральной стороны, видны часть основания, верхушки и средняя часть листа; *5* — то же, вид со спинки.

Размеры деталей: *1* — увел. 60; *2* — увел. 18; *3* — ¾ натур. вел.; *4*, *5* — увел. 9.

Таблица VII

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — поперечный разрез взрослого листа плодущей веточки; *2* — часть листа с лентой устьиц; *3* — маленькая часть листа, видны устьица; *4*, *5*, *6* — микроспоры, виды сбоку; *7* — то же, вид с дистального полюса; *8* — поперечный разрез молодой веточки.

Размеры деталей: *1* — увел. 30; *2* — увел. 45; *3* — увел. 375; *4*, *5*, *6*, *7* — увел. 750, *8* — увел. 15.

Cathaya nanchuanensis Chun et Kuang

9 — часть листа со стороны спинки с полоской устьиц; *10* — поперечный разрез взрослого листа плодущей веточки.

Размеры деталей: *9* — увел. 45; *10* — увел. 30.

Таблица VIII

Тип *Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang,
хранящийся в гербарии Института ботаники южного Китая АН КНР

Таблица IX

Общий вид *Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang. Фотография живого растения, сделанная на месте естественного произрастания в мае 1955 г.

Таблица X

Общий облик *Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang. Видно расположение листьев

EXPLICATIO TABULARUM I—X

Explicatio tabulae I

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — Ramulus fertilis (¾). *2* — Pars ramuli foliis destitutis i foliorum cicatrices pulvinique (×2¼). *3* — Squama seminifera ex parte inferiore strobili (¾). *4*, *5* — Squamae seminiferae ex parte media strobili (¾); *6* — Squama seminifera ex parte superiore strobili (¾).*7* — squama a latere visa (×4½). *8* — Squama seminifera cum squama a dorso visa (×2¼). *9* — Pars eiusdem magis aucta, ut pubescentia demonstratur (×18). *10* — Squama seminifera a ventre visa, cum duobus seminibus (×2¼). *11* — Semen cum ala (¾). *12* — Idem a facie interiore visum (×2¼). *13* — Idem a facie exteriore (squamam versus) visum (×2¼). *14* — Idem a latere visum (×2¼).

15 — Semen ala destituta, a facie exteriore visum (×4½). *16* — Idem a facie interiore visum (×4½). *17* — Idem testa crustacea resecta (×4½). *18* — Idem longitudinaliter sectum; embryo cum 3 cotyledonibus et filamentum suspensorium (×4½). *19*— Embryo cum 4 cotyledonibus (×18).

Explicatio tabulae II

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — Ramulus cum strobilis femineis juvenilibus (¾). *2* — Pars ramuli cum strobilo femineo juvenili (¾). *3* — Pars ramuli cum strobilo femineo post foecundationem (¾). *4* — Pars folii basalis strobili feminei a ventre visa, pilis minutis glandulosis vestita (¾). *5* — Eadem a dorso visa, margine glanduloso-ciliolata (¾). *6* — Squama ex basi a dorso visa (×9). *7* — Squama ex parte inferiore a dorso visa (×9). *8* — Eadem a ventre visa (×9). *9* — Squama ex parte media strobili a dorso visa (×9). *10* — Eadem a ventre visa, cum squama ovulifera et duobus ovulis ante foecundationem (×9). *11* — Squama ex parte superiore strobili a dorso visa (×9). *12* — Squama ex parte media a ventre visa, cum squama ovulifera et duobus ovulis post foecundationem (×9).

Explicatio tabulae III

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — Ramulus cum strobilis masculis juvenilibus (¾). *2* — Ramulus cum strobilis masculis maturis (×4½). *3* — Squama exterior. (×4½). *4*, *5* — Squama interiores (×4½). *6* — Eadem strobili masculi apice fissa (×4½). *7* — Microsporophyllum (anthera) junius a facie superiore visum (×9). *8* — Idem a facie inferiore visum (×9). *9* — Idem a latere visum (×9). *10* — Idem a vertice oblique visum (×9). *11* — Microsporophyllum post dehiscentiam a latere visum (×9). *12* — Idem a facie inferiore visum (×9). *13* — Idem a vertice oblique visum (×9). *14* — Microspora (granum pollinis) a latere visa (ope camerae lucidae delineata) (×900).

Explicatio tabulae IV

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — Pars ramuli juvenilis (¾). *2* — Sectio transversalis ramuli juvenilis (×18). *3* — Gemma terminalis (×2¼). *4* — Planta germinans (¾). *5* — Folium juvenile (¾). *6* — Idem a ventre visum (partes baseos, media et apicis) (×9). *7* — Idem a dorso visum (×9). *8* — Folium arboris juvenilis (¾). *9* — Idem a ventre visum (partes baseos, media et apicis) (×9). *10* — Idem a dorso visum (×9).

Explicatio tabulae V

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — Sectio transversalis folii adulti ramuli fertilis (×60). *2* — Folium nondum explicatum a venrte et a dorso visum (×18). *3* — Folium adultum ramuli fertilis (¾). *4* — Idem a ventre visum (partes baseos, media et apicis) (×9). *5* — Idem a dorso visum (×9).

Explicatio tabulae VI

Cathaya nanchuanensis Chun et Kuang

1 — Sectio transversalis folii adulti ramuli fertilis (×60). *2* — Folium in gemma nondum explicatum a ventre et a dorso visum (×18). *3* — Folium adultum ramuli fertilis (¾). *4* — Idem a ventre visum (partes baseos, media et apicis) (×9). *5* — Idem a dorso visum (×9).

Explicatio tabulae VII

Cathaya argyrophylla Chun et Kuang

1 — Sectio transversalis folii adulti ramuli fertilis (×30). *2* — Pars folii a dorso visa, cum fascia stomatifera (×45). *3* — Particula eiusdem, stomata videntur (×375). *4*, *5*, *6* — Microsporae a latere visae (×750). *7* — Eadem a polo distali visa (×750). *8* — Sectio transversalis ramuli juvenilis (×15).

Cathaya nanchuanensis Chun et Kuang

9 — Pars folii a dorso visa, cum fascia stomatifera (×45). *10* — Sectio transversalis folii adulti ramuli fertilis (×30).

Explicatio tabulae VIII

Typus Cathayae argyrophyllae in herbario Instituti Botanici Austro-Sinensis conservatur.

Explicatio tabulae IX

Habitus Cathayae argyrophyllae (photographia in loco natali ad vivum Maio anni 1955 facta).

Explicatio tabulae X

Habitus Cathayae argyrophyllae; foliorum dispositio

A NEW GENUS OF *PINACEAE—CATHAYA* CHUN ET KUANG GEN. NOV., FROM THE SOUTHERN AND WESTERN CHINA

By Chun Woon young and Kuang Ko zen

SUMMARY

Two species of the new genus *Cathaya* established by the authors are described. Third fossil species of this genus has been found in Germany. The new genus is not closely allied to any other genus of *Pinaceae*.

Таблица I

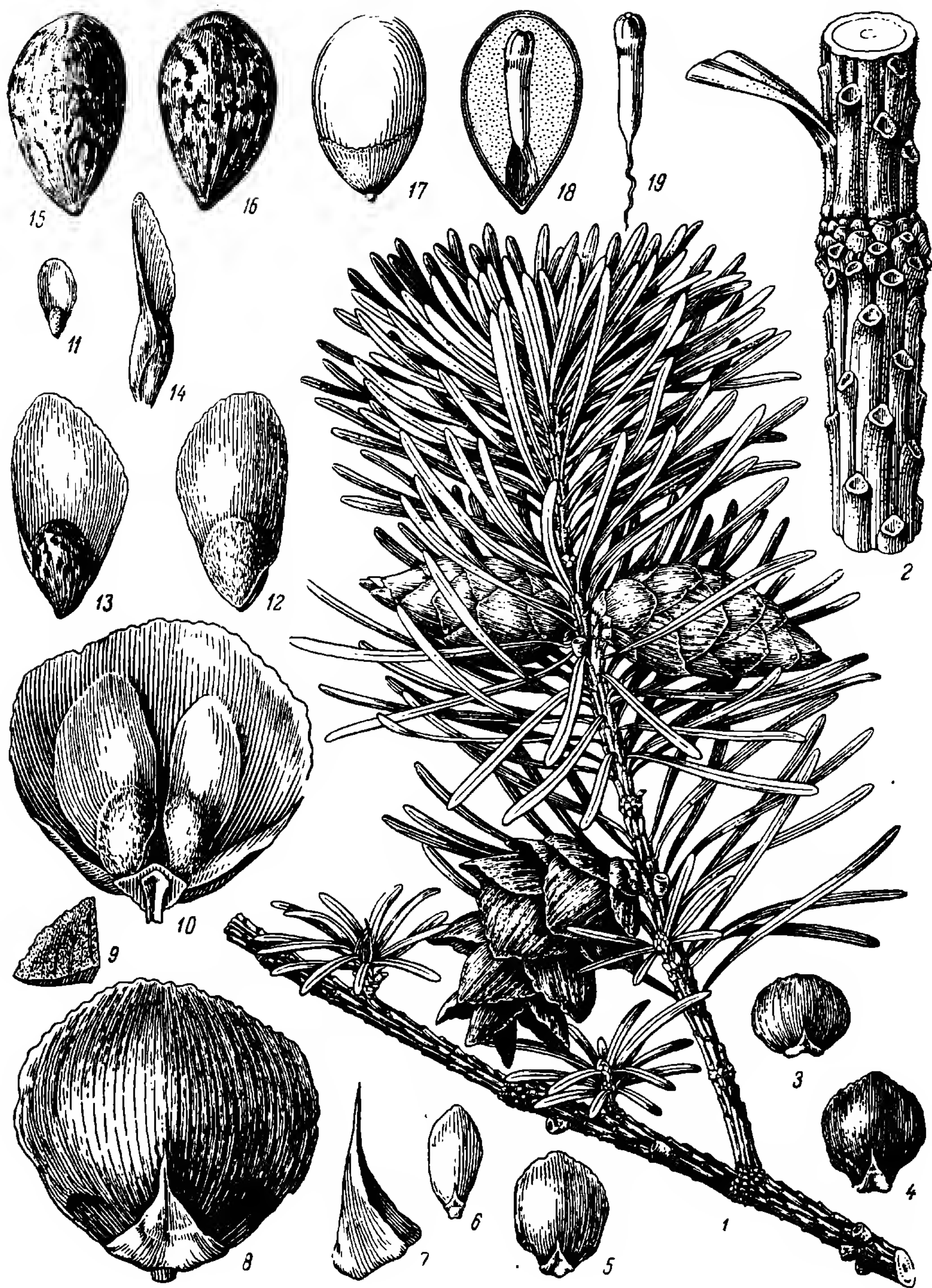
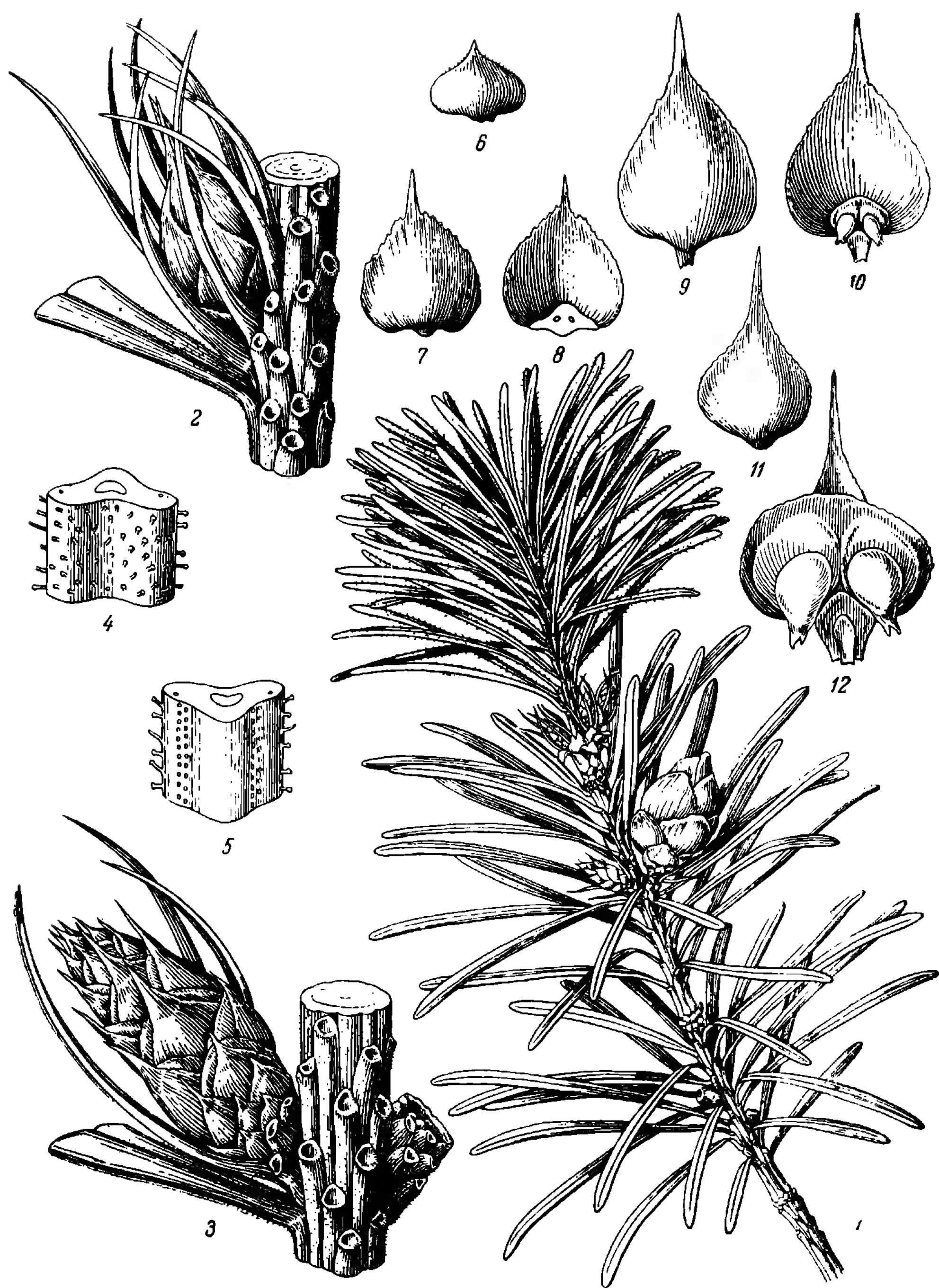
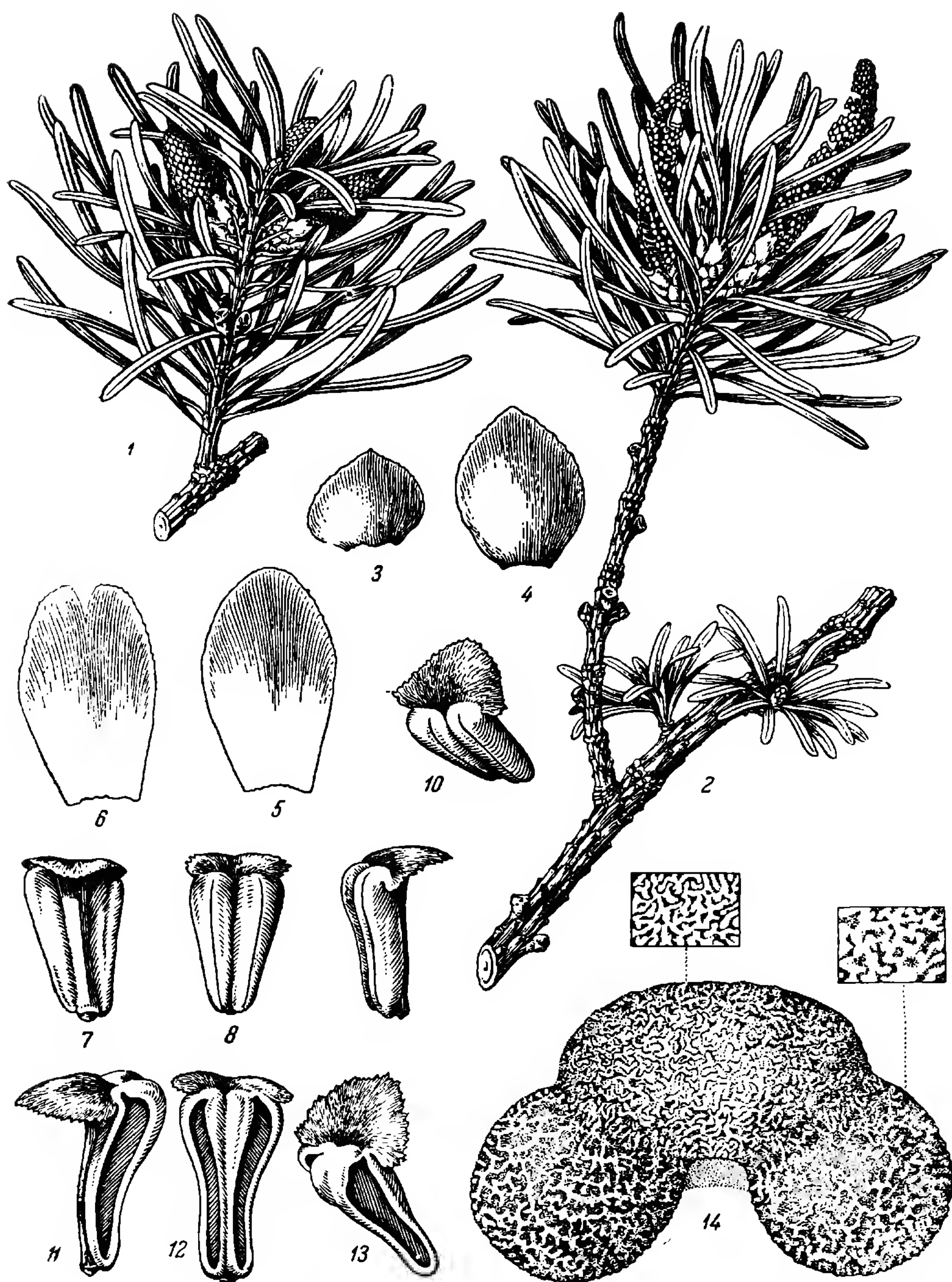
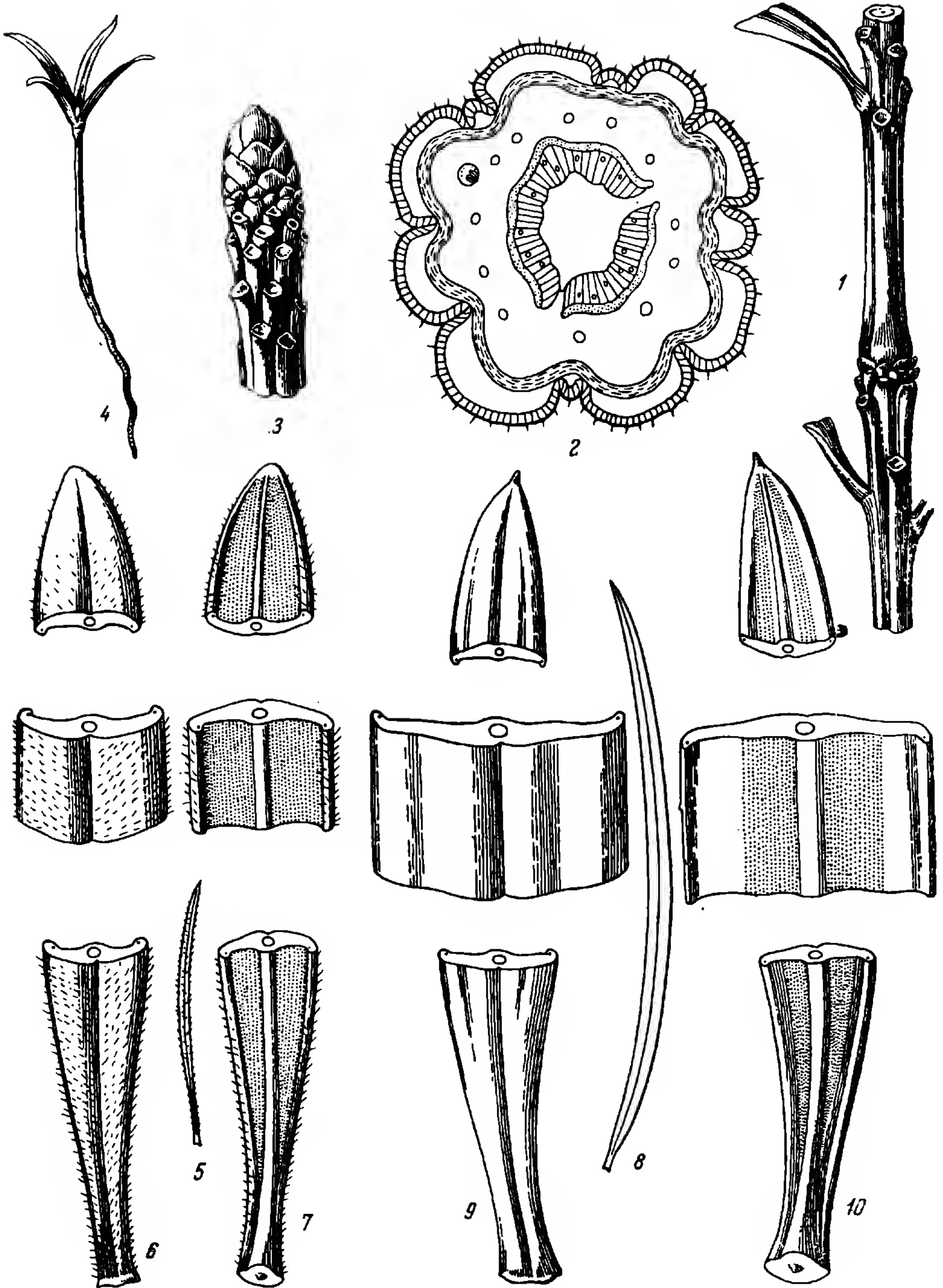
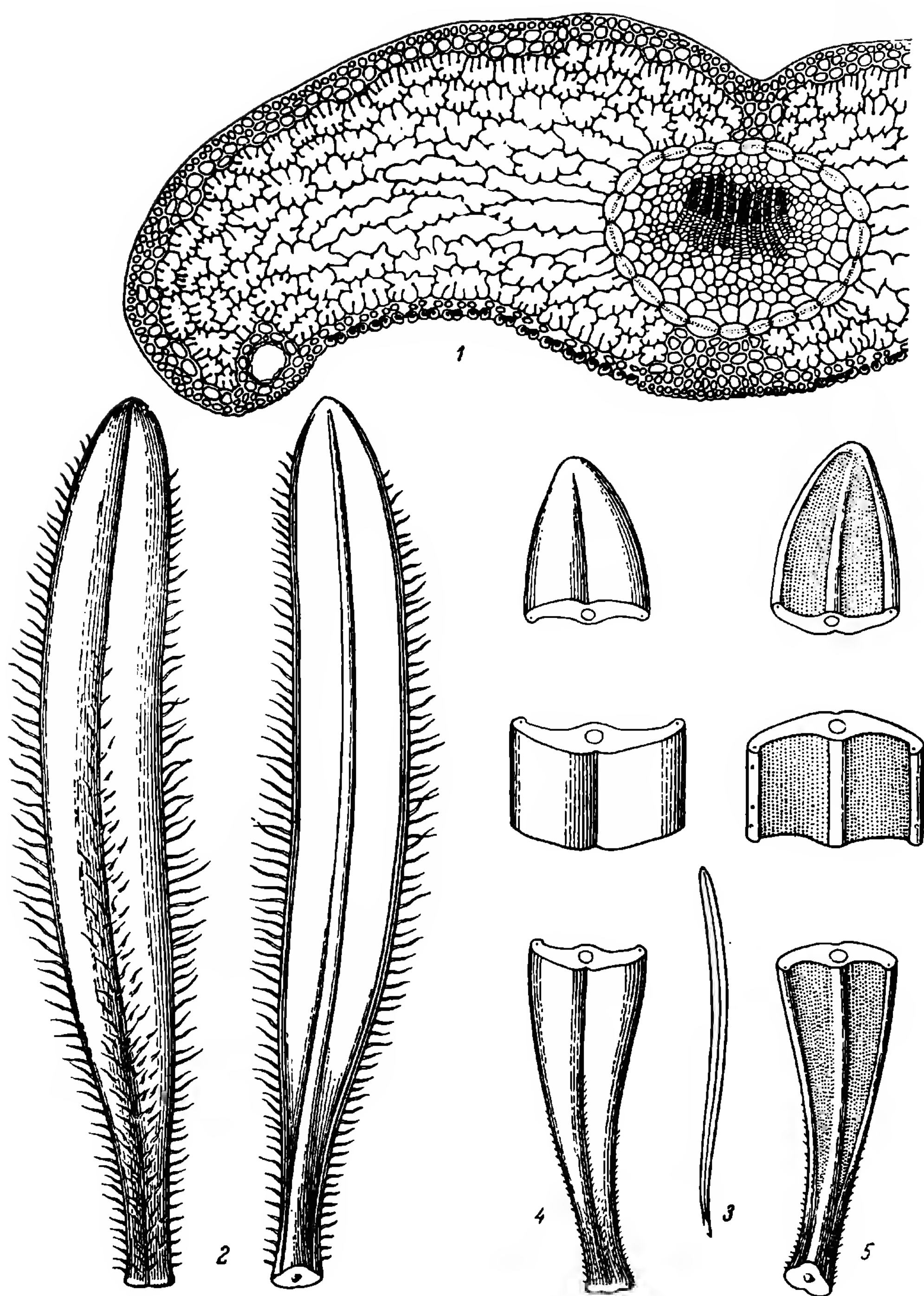


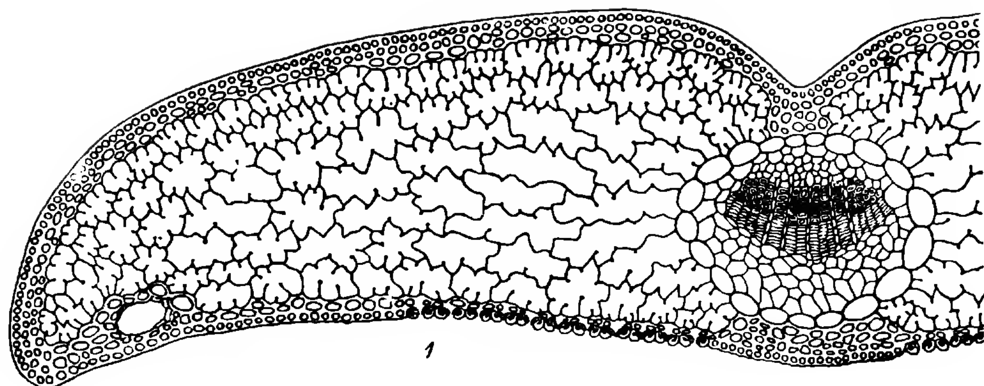
Таблица II

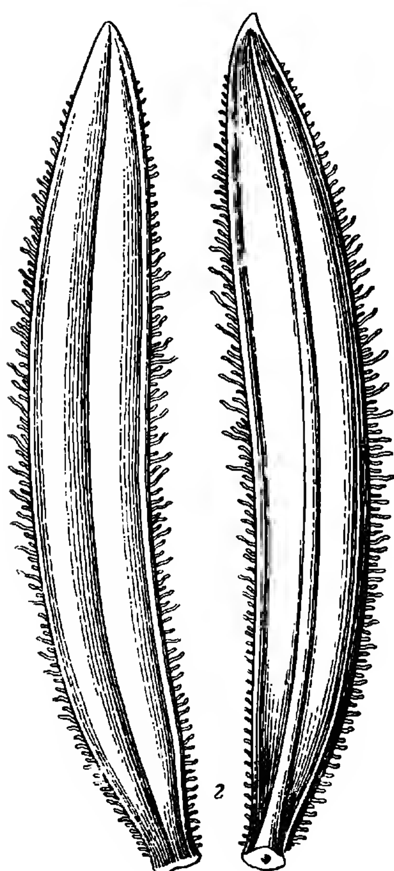


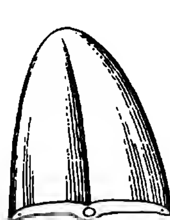

1
2
3
4
5
6
7
8
10
11
12
13
14

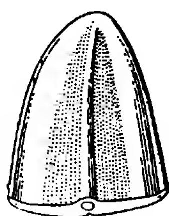

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

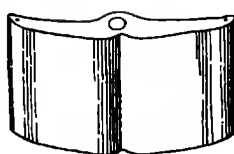

1
2
4
3
5

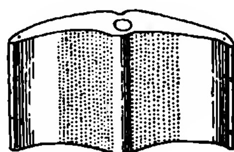

1

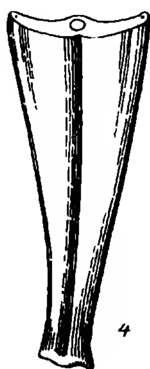

2










4


3

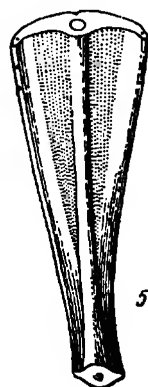
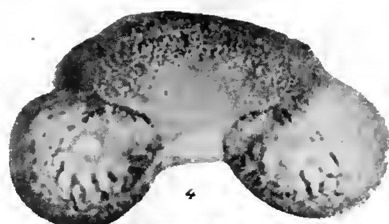
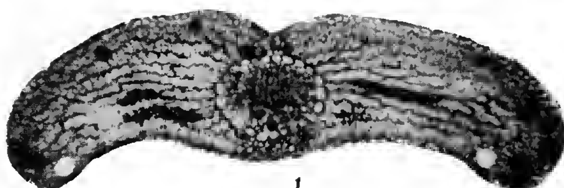
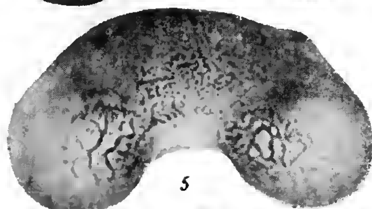
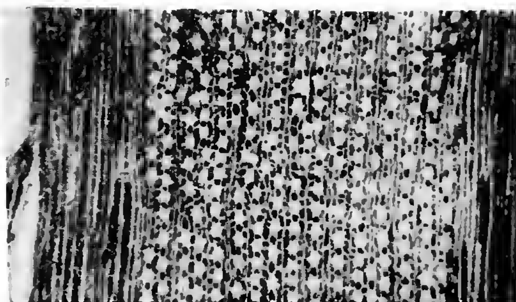

5

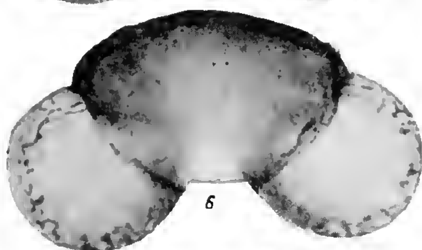
Таблица VII


4

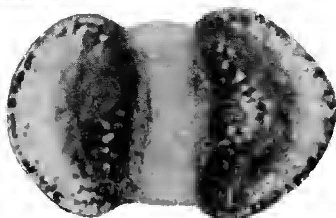

1

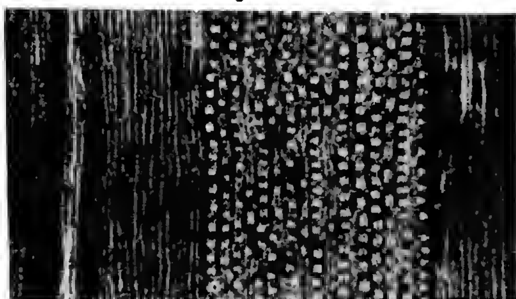

5

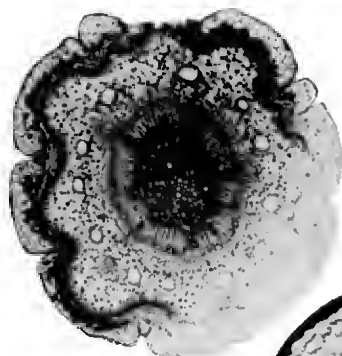

2

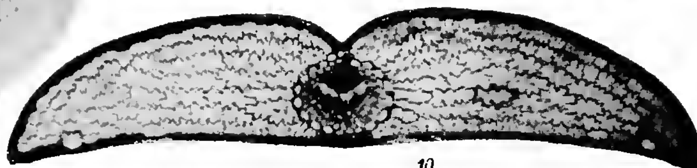

6


3


7


9


8


10


TYPUS
CM
Bot. No.
ANNOTATION
Cathaya argyrophylla Chun et Kuang
Gen. et sp. nov.
Det. W. Y. Chun et K. Z. Kuang
中国科学院华南植物研究所
207383
CATHAYA ARGYROPHYLLA Chun et Kuang,
Gen. et sp. nov.





А. А. Яценко-Хмелевский и Е. В. Будкевич

КРАТКИЙ ОЧЕРК СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ КАТАЙИ СЕРЕБРОЛИСТНОЙ (*CATHAYA ARGYROPHYLLA* CHUN ET KUANG)

С 6 рисунками

(Получено 17 I 1958)

Известный китайский анатом Юй Чен-хун недавно очень любезно прислал нам образцы древесины катайи серебролистной — одного из двух видов нового рода, обнаруженного Ченом и Куаном, описание которого публикуется в этом же номере «Ботанического журнала». В сопроводительном письме к своей посылке Юй Чен-хун указывал нам, что, по его исследованиям, строением своей древесины *Cathaya argyrophylla* тесно связана с родами *Picea*, *Pseudotsuga* и *Larix*, особенно с первым из них. Надо надеяться, что древесина обоих представителей этого любопытного рода будет объектом специального монографического исследования Юй Чен-хуна или его сотрудников. В настоящей краткой заметке нам хотелось только дать общий очерк строения древесины имевшегося в нашем распоряжении образца и попытаться оценить значение этих признаков для установления систематического положения рода.

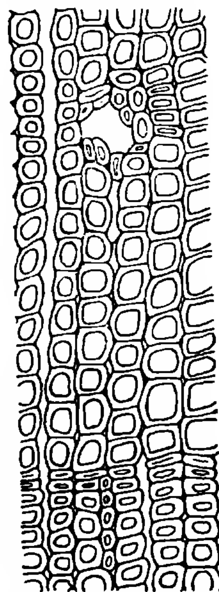


Рис. 1. *Cathaya argyrophylla*. Поперечный срез древесины. (Увел. 9×4.8).

Исследованный нами образец представляет собою кусок небольшого ствола, возрастом около 35 лет. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой паренхимы и клеток эпителия смоляного хода. Годичные кольца хорошо выражены, 1—3 мм ширины. Ранняя древесина сильно развита и превышает позднюю в три раза, состоит на поперечном срезе из трахеид округлых и округлочетырех- и шестиугольных, размером 26×30 и 24×21 μ. Стенки трахеид 3—4.5 μ ширины. Поздняя древесина слабо развита, трахеиды в ней на поперечном срезе округлопрямоугольные или угловатые, размером 30×6 μ, полость их постепенно становится щелевидной, стенки трахеид 5—6 μ ширины. Переход между ранней и поздней древесиной постепенный (рис. 1). На радиальных стенках трахеид ранней древесины округлые окаймленные поры, 18—21 μ диаметром, расположены в один и два ряда, часто снабжены крассулами; на тангентальных стенках мелкие окаймленные поры, 4—6 μ диаметром, кроме того на радиальных и тангентальных стенках трахеид находятся спиральные утолщения, которые имеют вид лентовидной, непрерывной, винтообразно идущей линии (рис. 2); в ранней древесине спирали располагаются горизонтально, по отношению к оси роста (трахеиды) под углом в 90°; в поздней древесине спирали располагаются более косыми полосками под углом 60—45°, расстояние между оборотами спирали 1.5—3 μ. Лучи однорядные, иногда частично двурядные, состоят из паренхимных клеток и лучевых трахеид; на тангентальном срезе клетки луча овальные, округлые, 18×15 μ размером; гладкостенные лучевые трахеиды с мелкими окай-

мленными порами, внутренняя стенка лучевых трахеид с мелкими зубчиками (рис. 3), иногда с более или менее хорошо выраженными спиралями. Краевые лучевые трахеиды на тангентальном срезе заостренные, вытянутые, размером 12×9 μ, лучевые трахеиды в толще луча округлые, сплющенные. Количество клеток в высоту луча 1—14. Горизонтальные стенки клеток лучей толстостенные, сильно пористые; тангентальные стенки узелковые, узелки (3—4) хорошо выражены; на радиальных стенках мелкие пицеоидные поры, 4—6 μ диаметром, 1—4 на поле перекреста (рис. 3). Вертикальные смоляные ходы в поздней и ранней древесине выстланы толстостенным эпителием, в количестве 8—10 клеток; горизонтальные смоляные ходы находятся в центральной, слабо выпуклой двурядной части веретеновидного луча, внутренняя полость выстлана толстостенным эпителием также в количестве 8—10 клеток (рис. 2).

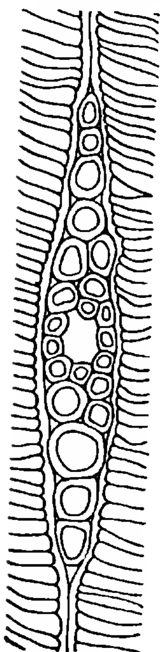


Рис. 2. *Cathaya argyrophylla.* Тангентальный срез древесины. (Увел. 4.2×24).

Строение древесины катайи серебролистной обнаруживает отчетливое сходство с древесиной видов *Picea* и *Pseudotsuga*. Как известно, для этих двух родов характерно присутствие в древесине нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными эпителиальными клетками (что отличает эти роды от рода *Pinus*) в количестве 8—10 (что в свою очередь отличает виды *Picea* и *Pseudotsuga* от видов рода *Larix*, у которых количество клеток эпителия составляет 10—14). Остальные роды хвойных не могут быть сопоставлены с катайей серебролистной, так как признаки строения древесины хорошо отличают их от этой последней.

Наиболее бросающимся в глаза признаком древесины катайи являются спиральные утолщения, присутствующие во всех без исключения трахеидах. Этот же признак свойствен и видам рода *Pseudotsuga* (рис. 4), который до сих пор был единственным представителем сем. сосновых с постоянно наличествующими спиралями в трахеидах. Спорадически спирали были отмечены у некоторых видов родов *Larix* и *Picea* (в частности, у китайского вида *P. likiagensis* Pritz.). Эти спирали, однако, наблюдаются лишь у некоторых трахеид и отсутствуют у других и иногда обнаруживают сходство со штриховатостью вторичной оболочки. Вторичные спиральные утолщения трахеид у хвойных (в тех случаях, когда они присутствуют у всех без исключения трахеид), являются весьма важным диагностическим признаком и постоянно характеризуют собой иногда целые семейства (например, *Taxaceae*). Любопытно, что у катайи были отмечены лучевые трахеиды со спиральными утолщениями. Такие лучевые трахеиды давно уже описывались у некоторых видов *Pseudotsuga* (*P. macrocarpa* [Torr.] Mayr). Один из авторов настоящей заметки (Е. В. Будкевич) недавно обнаружила аналогичные лучевые трахеиды и у *Picea likiagensis* Pritz. (рис. 5).

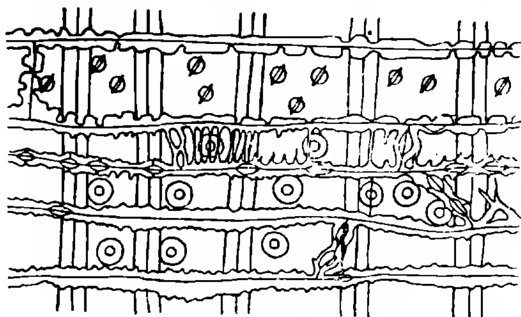


Рис. 3. *Cathaya argyrophylla.* Радиальный срез древесины. (Увел. 9×24).

Сближению катайи с псевдотсугами препятствуют, однако, некоторые другие признаки организации ее древесины. Для псевдотсуги характерны более или менее гладкие стенки лучевых трахеид (рис. 6), в то время как у елей они обычно зубчаты на своих внутренних поверхностях (рис. 5).

Такая же зубчатость наблюдалась нами и у катайи. Кроме того, лучи, содержащие смоляные ходы, обычно у елей двурядны, тогда как у псевдотсуг они преимущественно многорядны; и по этому признаку катайя более близка к елям, чем к псевдотсугам.

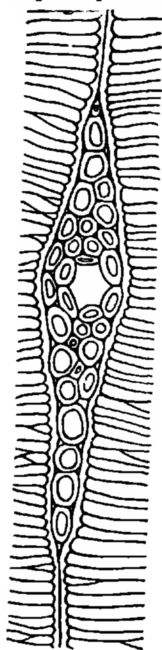


Рис. 4. *Pseudotsuga mangiesii* (Mirb.) Franco. Тангентальный срез древесины. (Увел. 4.2×24).

Таким образом, совокупность ксилотомических признаков не позволяет отождествлять катайю ни с елями, ни с псевдотсугами (не говоря уже об остальных родах сосновых), что определенно свидетельствует в пользу родовой самостоятельности этого растения. Строение древесины катайи в какой-то мере является промежуточным между структурой древесины елей и псевдотсуг, что, впрочем, не может рассматриваться как доказательство такой же промежуточности и ее систематического положения. Как «еловые», так и, особенно, «псевдотсуговые» признаки в древесине катайи могли возникнуть независимо от возникновения аналогичных признаков в древесине *Picea* или *Pseudotsuga*.

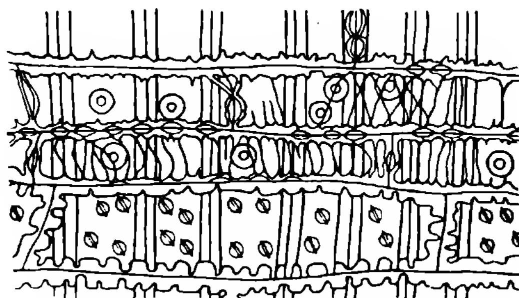


Рис. 5. *Picea likiagensis* Pritz. Радиальный срез древесины. (Увел. 9×24).

В письме к одному из авторов (А. А. Яценко-Хмелевскому) А. Л. Тахтаджян поделился некоторыми своими соображениями относительно систематических связей нового рода сосновых. По его мнению, новый род бесспорно относится к трибе *Abieteae* семейства *Pinaceae*. Тем самым — это новый, шестой род трибы *Abieteae*, которая состояла до сих пор из родов *Abies*, *Keteleeria*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* и *Picea*. Замечательной особенностью нового рода является сочетание в нем признаков *Picea* и *Abies*, а также *Pseudotsuga*. В целом новый род стоит ближе всего к *Picea*, с которым его сближают общий характер его висячих женских шишек, строение микроспорофиллов, расположение листьев на возвышающихся и остающихся на стебле подушечках и пр. Но в то же время по морфологии пыльцы он стоит ближе всего к *Abies* (и резко отличается от *Pseudotsuga*), а по форме листьев больше всего похож на род *Pseudo-*

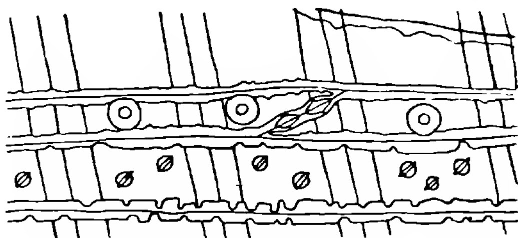


Рис. 6. *Pseudotsuga mengiesii* (Mirb.) Franko. Радиальный срез древесины. (Увел. 9×24).

tsuga. По морфологии семени (форма и расположение крыла) и по степени развития кроющей чешуи *Cathaya* занимает как бы промежуточное положение между *Abies* и *Picea.* То же самое можно сказать об устьичном аппарате и эпидермальных клетках, хотя от всех видов *Picea* и от большинства видов *Abies* род *Cathaya* отличается гладкими стенками эпидермальных клеток. Наконец, по складчатому мезофиллу листа *Cathaya* отличается от всех остальных *Abieteae* и напоминает листья *Pinus* и, отчасти, *Larix.* Какие-либо определенные выводы о филогенетических связях рода *Cathaya* были бы в настоящее время преждевременны; для этого необходимо детальное исследование не только внешней морфологии, анатомии и морфологии пыльцы, но также эмбриологии и кариотипа. Однако уже сейчас можно сказать, что род *Cathaya* представляет собой одну из боковых ветвей той линии развития *Abieteae*, которая привела к возникновению родов *Abies* и *Picea.* Сочетание признаков *Picea*, *Abies* и даже *Pseudotsuga* говорит, по-видимому, о том, что *Cathaya* ответвилась еще на той стадии развития *Abieteae*, когда эти роды не были еще вполне дифференцированы. Это говорит также об очевь древнем возрасте рода *Cathaya*.

К этим весьма интересным соображениям А. Л. Тахтаджяна нам хотелось бы только прибавить, что, с точки зрения анатома древесины, сближение катайи с пихтами нам представляется очень мало вероятным, так как здесь различие в признаках структуры древесины слишком велико. Строение этой ткани у катайи не показывает особых признаков примитивности, хотя надо сознаться, оценка степени специализации древесины у хвойных вряд ли в настоящее время может быть сформулирована с достаточной определенносью.

Тбилиси — Ленинград.

ON THE WOOD ANATOMY OF *CATHAYA ARGYROPHYLLA* CHUN ET KUANG *(PINACEAE)*

By A. A. Yatsenko-Khmelevsky and E. V. Budkevich

SUMMARY

A characteristic feature of *C. argyrophylla* is the presence of resin ducts with epithelium consisting of eight to ten thick-walled cells (see fig. 1). The pitting of tracheids is either uniseriate or, more rarely, biseriate, all the tracheids having distinct spiral thickenings (see fig. 2).

Medullary rays contain ray tracheids having dentate walls and, sometimes, spiral thickenings. The pits on cross-fields are piceoid. The authors refer to A. L. Takhtajan's view (personal communication) according to which *C. argyrophylla* undoubtedly belongs to the tribe *Abieteae* and is relatively nearest to *Picea.* In its external morphology it reveals certain interesting peculiar features, similar to those not only of the genera *Picea* and *Pseudotsuga*, but of *Abies* and even (to some extent) of *Pinus* and *Larix* as well.

Xylotomic characters also justify the classification of this plant as a separate genus, similar in the structure of wood to both *Picea* and *Pseudotsuga*, but differing from the former by the spiral thickenings of tracheid walls, and from the latter—both by dentate secondary walls of ray tracheids and by somewhat narrower rays, containing horizontal resin ducts.

М. Н. Караваев

ФРАГМЕНТЫ РЕЛИКТОВЫХ СТЕПЕЙ С *HELICTOTRICHON KRYLOVII* (N. PAVL.) HENRARD В ЯКУТИИ

С 2 рисунками

(Получено 20 XII 1956)

В 1932 г. А. Я. Бронзов собрал в долине р. Лены в пределах Якутского р-на ЯАССР, крайне интересный новый вид овсеца, который был описан Н. В. Павловым (1933) под название *Avenastrum krylovii* N. Pavl. Согласно правилам современной ботанической номенклатуры его следует именовать *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard, поскольку род *Avenastrum* является синонимом ранее установленного рода *Helictotrichon* Bess. (Henrard, 1940). Якутский вид относится к серии, группирующейся около ксерофитно-степного сборного вида *Helictotrichon desertorum* s. ampl. Интересно, что до 1932 г. ни в одной работе, посвященной якутской флоре, растения из этой группы не упоминались; в сводной работе В. Л. Комарова (1926 г.) *H. desertorum* s. ampl. отсутствует. В дальнейшем *H. krylovii* был обнаружен еще дальше к северо-востоку, за Верхоянским хребтом, по степным склонам долины р. Яны и ее притоков Сартаны и Дулгалаха, М. И. Яровым в 1936 г. и В. А. Шелудяковой в 1943 г. (Яровой, 1939; Шелудякова, 1948а, 1948б).

По личному сообщению В. А. Шелудяковой, это растение есть и в бассейне р. Индигирки, в ее среднем течении по степным местам; однако гербарные сборы с этих мест нам не известны.

Еще более неожиданной является находка *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard в Чукотском крае (район Чаунской губы в 60 км на запад от пос. Усть-Чаун). Здесь он был собран среди типичного тундрового ландшафта, далеко от северной окраины лесной зоны. Нашла его 29 VI 1951 И. П. Шморгунова, сотрудница Чукотской землеустроительной экспедиции, в долине р. Пынейвеем, в ложе неразработанного водотока крутого каменистого склона. Экология вида осталась недостаточно выясненной, указывается лишь, что вид был собран среди зарослей мелких ив и полярной березки со злаково-разнотравным покровом. На этикетке гербарного листа имеется примечание: «Растение встречается обильно». Следует отметить еще одно местонахождение овсеца Крылова в долине р. Колымы у пос. Лобуя на «камнях» в 17 км от г. Средне-Колымска, указанное В. А. Шелудяковой (июль 1949 г.). Этим и ограничиваются наши познания о географическом распространении *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard.

Еще менее сведений об экологии и биологии овсеца Крылова. В литературе сведения по этому вопросу отсутствуют. По данным «Флоры СССР», известно лишь, что этот вид растет на степных склонах в долинах рек Якутии (Флора СССР, 1934). В период моего пребывания в Якутии мне удалось достаточно подробно изучить местообитания *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard в центральной Якутии и уточнить ареал вида в пределах этого района.

Овсец Крылова, по нашим данным, к западу от Верхоянского хребта отмечается лишь в одном небольшом районе центральной Якутии, а именно в долине р. Лены, в пределах Якутского административного района. Здесь он встречается только на левобережье, по кромке коренного берега речной долины, начиная примерно от сел. Табага (недалеко от Табагинского утеса) до сел. Большой Мархи (в окрестностях Кангаласского утеса), т. е. на протяжении не более 50 км. В долине р. Лены это

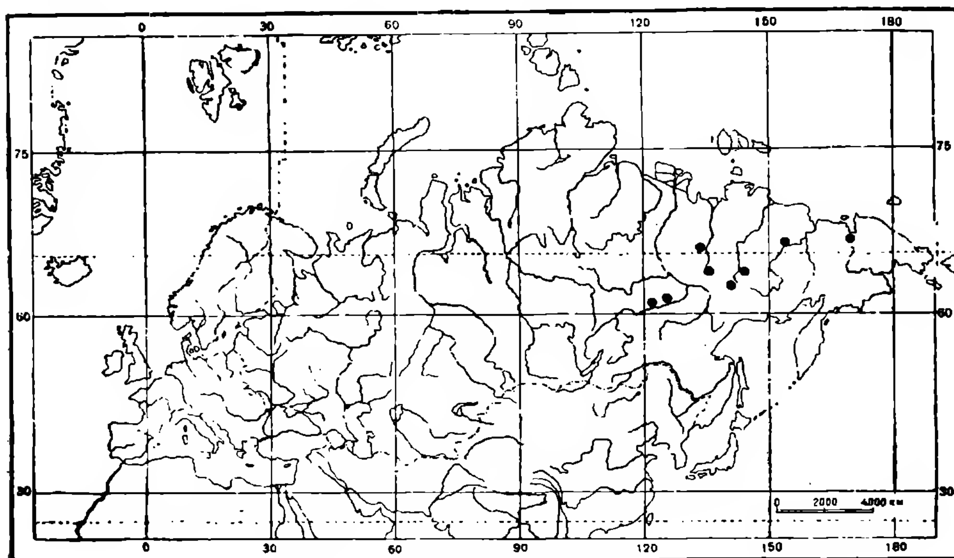


Рис. 1. Местонахождения *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard.

растение нами было зарегистрировано всего лишь в девяти местах. Все наши попытки найти овсец Крылова в других районах центральной, южной и юго-западной Якутии не увенчались успехом.

Не удалось обнаружить ни одного гербарного экземпляра *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard и в просмотренных нами обширных коллекциях растений, собранных после 1932 г. на территории Якутии к западу от Верхоянского хребта.

Таким образом, согласно современным данным, имеющимся в нашем распоряжении, ареал вида в настоящее время разбит на четыре изолированные участка (рис. 1): 1) центрально-якутский (долина р. Лены, Якутский адм. р-н), 2) бассейн р. Яны (в ее среднем течении, Янский адм. р-н), 3) бассейн р. Индигирки (Оймяконская впадина) и 4) чукотско-колымский.

Якутский эндем *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard относится к ряду *Deserticolae* (Roshev.) E. Lawr. и секции *Costatae* St.-Iv. (Saint-Ives, 1931). Это совершенно обособленный вид как в морфолого-систематическом, так и в пространственном отношении, ближайшими родственниками которого являются *H. desertorum* (Bess.) Pilger, *H. mongolicum* (Roshev.) Henrard и некоторые другие виды. Помимо них, в родственный цикл форм ряда *Deserticolae* (Roshev.) E. Lawr. входят степные, горно-степные и ксерофитизированные высокогорные виды древних горных сооружений Средней и Центральной Азии: *H. fedtschenkoi* (Hack.) Henrard, *H. asperum* (Munro et Thw.) Bor., *H. tianschanicum* (Roshev.) Henrard и *H. hissaricum* (Roshev.) Henrard; видовая самостоятельность двух последних видов вызывает большие сомнения. Как правило, *H. tianschanicum*

(Roshev.) Henrard и *H. hissaricum* (Roshev.) Henrard морфологически очень слабо отличаются от *H. desertorum* (Bess.) Pilger.

Другая группа близких видов этого рода концентрируется в горах, окаймляющих Средиземное море: в пределах Испании, южной Франции, северной Италии, Австрии, Румынии и северной Африки (Атласские горы). Здесь насчитывается довольно значительное количество видов из секции *Costatae* St.-Iv.: *H. setaceus* (Vill.) Henrard, *H. sempervirens* (Vill.) Pilger, *H. montanum* (Vill.) Henrard, *H. natarisi* Parl., *H. parlatorea* (Woods.) Pilger, *H. decorum* (Janka) Henrard, *H. filifolium* (Lag.) Henrard, *H. lefolea* Gala и *H. macrostachyum* Bolanse et Dur. Все эти виды этой секции, за исключением *H. desertorum* (Bess.) Pilger, имеют строго локальные эндемичные ареалы, приуроченные главным образом к горным районам и высокогорным степям, к субальпийским лугам и скалистым обнажениям альпийского пояса. Почти все средиземноморские виды являются высокогорными кальцифилами и высоко подымаются в горы. Только *H. desertorum* (Bess.) Pilger, помимо горно-степного и субальпийского пояса Памиро-Алая и Тянь-Шаня, широко представлен в равнинных степях Евразиатской степной области (за исключением ее западной части, где имеются лишь единичные реликтовые местонахождения этого вида).

Дальше всего на восток заходят *H. mongolicum* (Roshev.) Henrard и *H. desertorum* (Bess.) Pilger; восточная граница их ареалов захватывает верховья рр. Витима, Баргузина, Шилки и Аргуни. В верховьях р. Лены, в пределах Иркутской области, овсец пустынный доходит примерно до пос. Качуга. Таким образом, ближайшее местонахождение *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard отдалено от основного ареала родственных ему видов более чем на 2000 км.

Нам представляется возможным наметить следующие основные пути развития видовых рядов секции *Costatae* St.-Iv. рода *Helictotrichon* Bess. в течение кайнозоя. В процессе альпийского орогенеза в Центральной Азии и в Средиземноморье из исходных мезофитных горных форм палеотрописа [возможно, *H. junghuhnii* (Buese) Henrard или *H. asperum* (Munro et Thw.) Bor. — Цейлон, Ява] возникли ксерофитизированные виды, в том числе один вид, близкий к овсецу пустынному.

Флорогенетическая связь якутского эндема *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard с горными центральноазиатскими видами совершенно очевидна, ибо весь цикл этих видов связан общностью происхождения. Нужно думать, что в плейстоцене существовал единый неразрывный ареал какой-то исходной формы *H. desertorum* s. ampl., который захватывал горы северо-востока Сибири, а далее соединялся с горами Центральной Азии. В результате дальнейшего орогенеза и развития оледенений в горах единый ареал был раздроблен на отдельные изолированные участки, что способствовало процессу видообразования и формирования эндемов.

Ареал *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard свидетельствует о древнейших связях флоры гор Центральной Азии (древнего Средиземноморья) с флорой северо-восточной Азии. Совершенно прав был Е. М. Лавренко (1942), относя ряд видов, группирующихся около ксерофитно-степного сборного вида *H. desertorum* s. ampl., к средиземно-голарктическим флорогенетическим элементам.

Учитывая отсутствие в литературе данных по экологии и биологии интересующего нас растения, считаю небезынтересным сообщить результаты наших наблюдений, проведенных в долине р. Лены (Якутском р-не). Вступив здесь в область легко размываемых рыхлых мезозойских песчаников Центральноякутской равнины, долина р. Лены расширяется до 14 км. Высота ее коренного берега снижается, и последний на много километров удаляется от русла реки. Лишь у Табагинского утеса и Кан-

галасского камня (Итыкхая) крутые склоны коренного берега р. Лены почти отвесной стеной подступают к основному руслу реки. Долина реки представлена здесь широкими древнеаллювиальными террасами со степными почвами и обширными поемными лугами. Растительность речных террас типично лесостепная, и сосновые, лиственничные и березовые колки чередуются с участками степей, солончаков, лугов и травяных болот. На всей этой территории, как было указано выше, *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard встречается только на левобережье р. Лены, по склонам коренного берега реки, причем участки степей с этим растением лучше всего сохранились лишь в наиболее расширенной части долины, в районе г. Якутска.

Перечень описаний растительности участков с овсецом Крылова дан в «Объяснении к таблице». Для примера приведем два из них на наиболее хорошо сохранившихся участках.

I. Описание № 12. 24 VI 1946. Асс. Helictotrichon krylovii — Pulsatilla flavescens—Festuca lenensis. Окрестности бывш. Якутской областной животноводческой станции, в 6 км от Якутска. Здесь высокий берег долины р. Лены, сложенный рыхлыми песчаниками, прорезан глубоким оврагом (Молтанская падь). Несколько к югу расположен слабо облесенный останец в виде небольшой гряды 60—70 м высоты. Куртинки березово-лиственничного леса занимают лишь вогнутые части склонов северной экспозиции. Склон южной экспозиции покрыт ковыльной степью. На узкой безлесной вершине гряды разбросаны крайне небольшие фрагменты луговых степей с овсецом Крылова. Поверхность почвы трещиноватая, разбита на многочисленные, очень мелкие многоугольники 15—25 см в диаметре. Почвы лугово-черноземные, легкий суглинок ниже переходит в супесь. Проекционное покрытие почвы растительностью не превышает 60—65%. Основной фон травостоя образуют дернинки овсеца Крылова. Точно покрытые капельками росы блестят, в лучах заходящего солнца его листья и стебли, обильно усеянные белыми волосками. Из злаков преобладает здесь еще *Festuca lenensis* Drob.; довольно много дернинок *Koeleria gracilis* Pers. и *Poa botryoides* Trin., имеются также единичные стебли *Agrostis trinii* Turcz., *Bromus sibiricus* Drob. и степной осочки *Carex duriuscula* C. A. M. Большой процент травостоя составляет разнотравье; первое место принадлежит *Pulsatilla flavescens* Juz. В мае или в начале июня на этих участках можно наблюдать массовое цветение прострела, дающее сплошной желтый фон. Число видов разнотравья составляет свыше 50% от общего количества всех зарегистрированных на участке видов, наиболее обычны: *Lychnis sibirica* L., *Potentilla arenosa* Turcz., *Phlox sibirica* L., *Veronica incana* L., *Artemisia tanacetifolia* L., *A. pubescens* Ldb. и др.

На нетронутых пожаром участках, среди дернинок злаков на оголенной почве, в особенности по краям мелких трещин, можно видеть много серых корочек накипных лишайников. Обычно преобладают *Toninia coeruleonigricans* Th. Fr. и *Diploschistes scrupposus* (L.) Norm., реже другие виды. Местами лишайники, разрастаясь, захватывают даже старые подушечки некоторых высших растений, например незабудочника (*Eritrichium sericeum* DC.) или камнеломки (*Saxifraga bronchialis* L.). Зеленые мхи здесь крайне редки, за исключением *Thuidium abietinum* L. Аспект образуют темно-голубые цветущие подушечки *Eritrichium sericeum* DC., беловато-розовые цветки *Lychnis sibirica* L., белые *Saxifraga bronchialis* L., а также редкие желтые звездочки *Potentilla arenosa* Turcz. Обильно колосится и заканчивает цветение *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard.[1] Полный список видов растений данного участка приводится в таблице.

II. Описание № 38. 25 VIII 1940. Асс. Helictotrichon krylovii—Artemisia pubescens—Pulsatilla flavescens—Festuca lenensis. Участок расположен в 4 км от Якутска. Здесь к коренному берегу долины р. Лены примыкает гора Чучур-Муран, являющаяся лишь высоким, размытым с трех сторон останцом. Только северный склон Чучур-Мурана частично покрыт лесом, остальные части горы заняты степными группировками. На пологом северо-западном склоне у вершины горы нами была заложена пробная площадка для описания степи с овсецом Крылова. Поверхность почвы здесь также разбита на очень мелкие многоугольники в результате морозной деформации. Почва маломощная, лугово-черноземная, с небольшим гумусовым горизонтом, вскипающая от соляной кислоты с глубины 35—40 см. Проекционное покрытие растительности, по-видимому в результате частых пожаров и частично пастьбы скота, не превышает 30—40%. На участке разбросаны одиночные деревья лиственниц. Высота травостоя в среднем 30—35 см, преобладают дернинки типчака ленского и овсеца Крылова. Присутствуют: *H. schelliana* (Hackel) Kitagawa, *Poa botryoides* Trin, *Agrostis trinii*

[1] В 1946 г. вследствие затяжной весны цветение многих растений, в том числе и овсеца Крылова, значительно задержалось.

Сводный список растений, описанных на участках степи с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) *Henrard*

Названия растений	Номера описаний							
	1940 г.				1946 г.			
	1	7	32	38	1	2	3	12
Agrostis trinii Turcz.	sol.	sol.	sol.	sp., sol.	sol.	—	—	sol.
Helictotrichon schelliana (Hackel) Kitagawa	—	sol.	sp.	sol.	—	—	—	—
H. krylovii (N. Pavl.) Henrard	cop.$_1$	cop.$_2$	cop.$_2$	cop.$_2$	cop.$_1$	sp.	cop.	cop.$_3$
Koeleria gracilis Pers.	sp.	sp., sol.	sp.	sol.	—	—	—	sp.
Poa botryoides Trin.	—	sp.	sol.	sp.	—	sol.	sol.	sp.
Festuca lenensis Drob.	cop.$_3$	cop.$_2$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_2$	sp.	sp.	cop.$_2$
Bromus sibiricus Drob.	—	—	—	sol.	—	—	—	sol.
Agropyron karavaevii P. Sm.	—	sol.	—	—	—	—	—	—
Poa pratensis var. *angustifolia* L.	—	—	—	—	—	sp.	—	—
Carex korshinskyi Kom.	—	—	sol.	sp.	—	—	—	—
C. pediformis C. A. M.	—	—	sp.	—	—	—	—	sol.
C. duriuscula C. A. M.	sp.	sp.	sp	sol.	—	—	—	sol.
Gagea provisa Pascher.	sol.	—	—	—	—	—	—	—
Allium splendens Willd.	—	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Ephedra monosperma C. A. M.	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Cerastium arvense L.	sol.	—	—	—	—		—	—
Lychnis sibirica L.	—	sp.	sp.	sol.	—		—	sp.
Dianthus versicolor Fisch.	—	—	—	sol.	—		—	—
D. repens L.	—	—	—	—	—		sol.	—
Aconitum barbatum Pers.	sol.	—	—	—	—		—	—
Pulsatilla flavescens Juz.	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	sol.	sol.	cop.$_1$	cop.$_1$
Thalictrum foetidum L.	—	—	sp.	—	sol.	sol.	—	—
Th. minus L.	sol.	—	—	—	—	—	—	—
Clausia aprica Korn. — Trotsky	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Isatis jacutensis N. Busch	un.	—	—	—	—	—	—	—
Cotyledon malacophyllum DC.	—	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Potentilla strigosa Pall.	—	sol.	—	—	—	—	—	—
P. arenosa Turcz.	sp.	cop.$_1$	sp.	sp.	sp.	sol.	—	sp.
P. tollii Trautv.	—	—	—	—	sol.	—	—	—
Chamaerhodos erecta Bge.	—	—	—	—	cop.	—	—	—
Medicago falcata L.	—	sol.	—	—	—	—	—	—
Astragalus fruticosus Pall.	—	—	sol.	—	—	—	—	—
Linum komarovii Iuz.	—	—	—	—	sp.	sol.	—	—
Peucedanum baicalense Ldb.	—	—	sp.	—	—	—	—	—
Saxifraga bronchialis L.	—	—	—	—	sp.	—	sol.	sol.
Androsace septentrionalis L.	—	—	—	sol.	—	—	—	—
Goniolimon speciosum (Willd.) Boiss.	—	sol.	—	—	—	—	—	—
Phlox sibirica L.	—	sp.	—	—	—	—	—	—
Eritrichium sericeum DC.	—	sp.	—	—	sp.	—	sol.	sp.
Phlomis tuberosa L.	sol.	—	—	—	sol.	—	—	—
Thymus serpyllum L. s. l.	—	—	—	—	sol.	sol.	—	—
Dracocephalum palmatum Steph.	—	—	—	—	sol.	—	—	—

Продолжение

Названия растений	Номера описаний							
	1940 г.				1946 г.			
	1	7	32	38	1	2	3	12
Veronica incana L. (s. l.)	sp.	sp.	sp.	cop.1	—	—	—	sp.
Pedicularis venusta Schang.	—	—	—	—	sp.	—	—	—
Plantago canescens Adams	—	—	—	—	—	—	—	un.
Galium verum L. var. *sibiricus* Pobed. . . .	—	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—	—
Aster biennis Ldb. . . .	—	—	—	sol.	—	—	—	—
A. alpinus L.	—	—	sol.	sol.	—	—	—	—
Leontopodium palibinianum Boverd.	sol.	—	—	—	—	—	—	—
Artemisia tanacetifolia L.	—	sol.	—	sol.	—	sol.	—	sp.
A. pubescens Ldb. . . .	cop.	sp.	cop.	cop.	sol.	—	sol.	sp.
A. frigida Willd. . . .	—	—	—	un.	—	—	—	—
Senecio integrifolius (L.).	—	—	—	sol.	—	—	—	—
Scorzonera austriaca [L.] Willd.	—	—	sol.	—	—	—	—	—
Мхи и лишайники								
Thuidium abietinum Br. et Sch.	—	—	sol.	sol.	—	—	—	sp.
Rhytidium rugosum (Hedw.) Lindb. . . .	—	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.	—
Aulacomnium turgidum (Wahlb.) Schwar. . .	sol.	—	sol.	—	—	—	—	—
Parmelia vagans Nyl.	—	sol.	sol.	sol.	—	—	—	—
Cetraria cucullata L. . .	—	—	sol.	—	—	sol.	—	—
Diploschistes scrupposus (L.) Norm.	—	—	sp., sol.	—	—	—	—	sp.
Psora sp.	sol.	sol.	—	—	—	—	—	—
Toninia candida (Web.) Th. Fr.	—	—	—	sol.	—	—	—	—
T. coeruleonigricans (Lightf.) Th. Fr. . . .	—	—	sol.	sp., sol.	—	—	—	sp., sol.
Peltigera rufescens Weis.	—	—	sol.	sol.	—	—	—	—
Cladonia crispata (Ach.) Flot	—	—	sol.	sol.	—	—	—	—
Rinidia gordiaginii Oxn.	—	—	—	sol.	—	—	—	—

Turcz., *Bromus sibiricus* Drob., *Carex duriuscula* C. A. M. и *C. korshinskyi* Kom.; особенно часто встречаются *Pulsatilla flavescens* Juz., *Veronica incana* L. и *Artemisia pubescens* Ldb. Остальные виды — в значительно меньшем количестве. Всего на участке было зарегистрировано 22 вида сосудистых растений.

На голых участках почвы, не занятых травянистой растительностью, местами видны серые корочки лишайников: *Diploschistes scrupposus* (L.) Norm., *Toninia candida* (Web.) Th. Fr. и *T. coeruleonigricans* (Lightf.) Th. Fr. Реже отмечаются: *Cetraria cucullata* L., *Peltigera rufescens* Weiss., еще реже *Rinidia gordiaginii* Oxn. и др.

Ввиду позднего времени (конец лета) почти все виды цветковых растений были с плодами или отплодоносили. Цвели только немногие сложноцветные — *Aster alpinus* L., *Scorzonera austriaca* Willd. и некоторые другие (полный список видов этого участка см. в таблице), где приведены также данные по трем другим описаниям из иных мест долины р. Лены в пределах Якутского р-на.

Объяснение к таблице

Описание № 1. 10 VI 1940. Acc. Helictotrichon krylovii—Artemisia pubescens—Festuca lenensis — Pulsatilla flavescens. Долина р. Лены в 9 км к юго-западу от Якутска, склон коренного берега долины р. Лены, восточной экспозиции, 20° крутизны.

Описание № 7. 12 VII 1940. Acc. Helictotrichon krylovii — Pulsatilla flavescens—Festuca lenensis.

Окрестности сел. Хатассы Якутского р-на, плоская вершина у края коренного берега долины р. Лены, у опушки леса (рис. 2).

Описание № 32. 16 VIII 1940. Ассоциация та же (см. описание № 7). Окрестности Якутска; край террасовидного уступа, примыкающего к коренному берегу

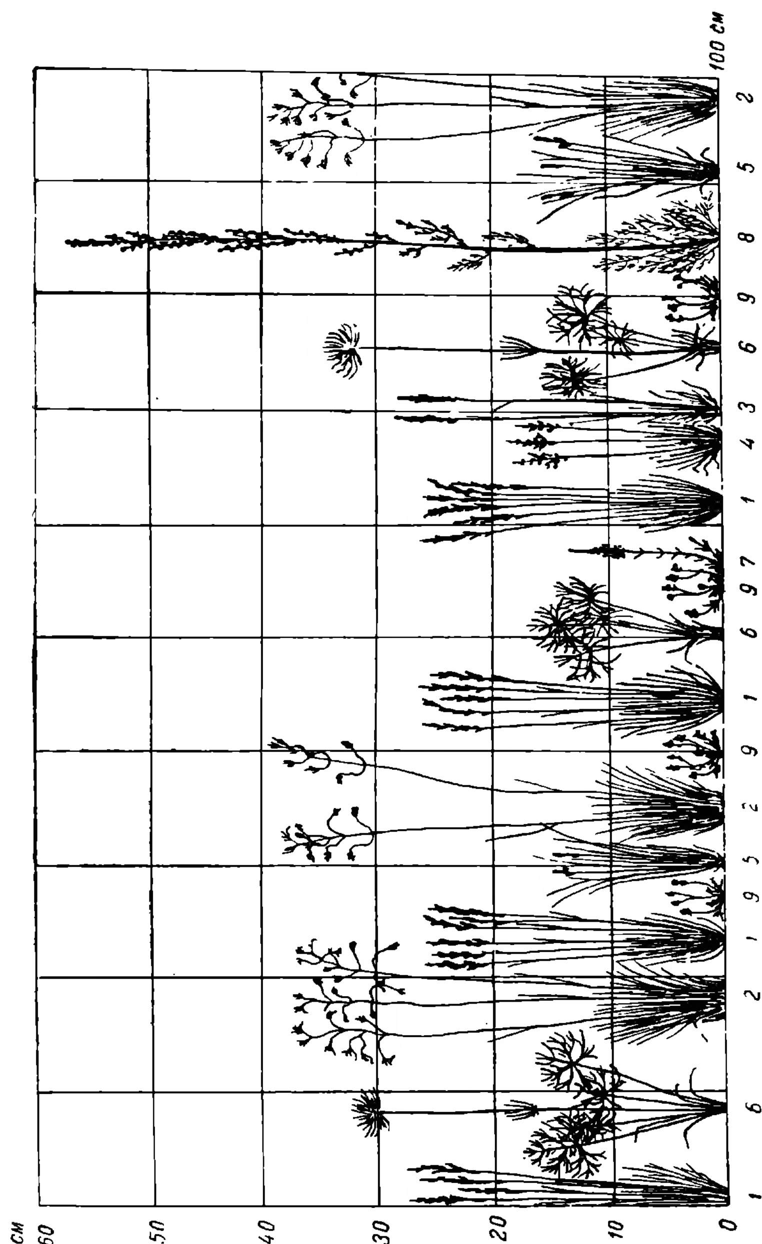


Рис. 2. Вертикальная проекция овсецово-разнотравной степи в окрестностях сел. Хатассы Якутского района Якутской АССР.

1 — *Festuca lenensis* Drob.; 2 — *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard; 3 — *Koeleria gracilis* Pers.; 4 — *Poa stepposa* Roshev.; 5 — *Carex korshinskyi* Kom.; 6 — *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.; 7 — *Veronica incana* L.; 8 — *Artemisia pubescens* Ldb.; 9 — *Potentilla arenosa* Turcz.

долины р. Лены, около горы Чучур-Муран, среди одиноко стоящих деревьев, почва лугово-черноземная супесчаная.

Описание № 38. 25 VIII 1940. Ассоциация та же (см. описание № 32). Там же; пологий склон горы Чучур-Муран, северо-западной экспозиции, почва лугово-черноземная. Опушка леса.

Описание № 1. 26 VI 1946. Асс. Helictotrichon krylovii—Festuca lenensis—Chamaerodos erecta. Долина р. Яны, безлесный склон горы Швейцова, в окрестностях Верхоянска (описание сделала В. А. Шелудякова).

Описание № 2. VI 1946. Разнотравно-злаковая луговая степь с *Helictotrichon krylovii* на полянке среди леса. Долина р. Яны, уступы коренного берега, в окрестностях Верхоянска (описание заведомо неполное, сделано В. А. Шелудяковой).

Описание № 3. VII 1946. Разнотравно-злаковая луговая степь с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard. На опушке леса среди единичных деревьев, край коренного берега р. Яны, в окрестностях Верхоянска (описание сделала В. А. Шелудякова).

Описание № 12. 24 VI 1946. Асс. Helictotrichon krylovii—Pulsatilla flavescens—Festuca lenensis. Окрестности бывш. Якутской областной животноводческой станции, в 6 км от Якутска, по склону коренного берега долины р. Лены, опушка леса.

Начало вегетации овсеца Крылова в окрестностях Якутска наблюдается уже в начале мая, т. е. вскоре после таяния снега. Во второй половине мая растение уже выбрасывает метелки, в начале июня происходит массовое цветение. Созревание плодов наблюдается в конце июля или в начале августа.

На сохранность растительности степей с *H. krylovii* довольно сильно влияют пожары и пастьба скота. Особенно сильно они пострадали за последнее десятилетие. Вызывает опасение, что при отсутствии специальных мер по их охране, фрагменты этих степей будут полностью уничтожены.

О биологии и экологии овсеца Крылова, произрастающего к востоку от Верхоянского хребта, мы, к сожалению, знаем еще меньше. В работе М. И. Ярового (1939) почти не упоминается о *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard. Только в списке растений степного участка № 16 (12 VI 1935 г.), расположенного в 3 км к северу от Верхоянска, в долине р. Яны, приводится это растение с отметкой обилия «sol». Более интересные сведения были получены от В. А. Шелудяковой, которой в 1943 г. удалось наблюдать, и частично описать, участки дерновинно-овсецово-разнотравной степи из окрестностей Верхоянска. По ее личному сообщению, подобные степные участки отмечались главным образом в долине р. Яны по кромке высокого коренного берега, по опушкам лесов и по лесным лужайкам среди луговых степей. В. А. Шелудякова любезно предоставила нам несколько неполных списков растений степных участков с *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard, которые мы и приводим в таблице.

На основе изложенного можно сделать вывод, что овсец Крылова в настоящее время обитает только в изолированных реликтовых местообитаниях: на останцах высоких коренных берегов речных долин, на скалах и обнажениях. Он приурочен к наиболее ксерофитным вариантам луговых степей с типчаком ленским, нередко образуя самостоятельную ассоциацию — Helictotrichetum krylovii. Изучение участков этой ассоциации показало, что овсец Крылова представляет менее ксерофитизированную форму, чем овсец пустынный, и этим весьма напоминает овсец монгольский. Не случайно высокогорные овсецово-разнотравные фитоценозы из овсеца монгольского, изученные нами в высокогорном поясе юго-западного Алтая (выше 1000 м над ур. м.), обнаруживают большое сходство в фитоценологическом отношении с фрагментами асс. Helictotrichetum krylovii из Якутии. Сходство это зависит от общности фитоценогенеза.

Уже предварительный анализ флоры ценозов асс. Helictotrichetum krylovii показывает на наличие в них, помимо типичных степных евразиатских видов, также высокогорных и горностепных, отчасти эндемичных видов. К последним, помимо овсеца Крылова, относятся: *Plantago canescens* Adams, *Dracocephalum palmatum* Steph., *Artemisia pubescens* Ldb., *Potentilla tollii* Trautv., *Agropyron karavaevii* P. Sm. и некоторые другие, найденные в непосредственной близости от участков асс. Helic-

totrichetum krylovii (*Stellaria jacutica* Schischk., *Lychnis sibirica* subsp. *jacutensis* Sambuk). Из горных видов следует назвать *Dianthus repens* L., *Saxifraga bronchialis* L., *Dracocephalum palmatum* Steph., *Artemisia lagopus* Fisch., отчасти *Linum perenne* s. ampl. Много горно-степных сибирских элементов: *Allium splendens* Willd., *Thalictrum foetidum* L., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotsky, *Potentilla strigosa* Pall., *Peucedanum baicalense* Ldb., *Eritrichium sericeum* DC., *Leontopodium palibinianum* Boverd. и др. Полученные данные позволяют сделать вывод о горном происхождении указанных видов и о максимальном развитии их в один из криоксеротических периодов, когда овсецовые степи входили в состав сложного плейстоценового лесостепного комплекса с преобладанием светлохвойных лесов (Крашенинников, 1939).

Интересно отметить, что реликтовые овсецовые степи западной Европы и Среднерусской возвышенности, по данным Б. М. Козо-Полянского (1931) и Гаевского (Gajewski, 1934), также содержат ряд горно-степных сибирских видов. Это сходство не является случайным.

В заключение считаю необходимым выразить глубокую благодарность А. Н. Окснеру за определение лишайников и В. А. Шелудяковой за предоставление нам данных о биологии и географии овсеца Крылова.

ЛИТЕРАТУРА

Караваев М. Н. (1945). Краткий анализ флоры степей центральной Якутии. Бот. журн., 2.— Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых.— Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 5—7.— Лавренко Е. М. (1942). О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразийской степной области. Сов. бот., 1—2.— Павлов Н. В. (1933). О новом виде овса из Якутии. Систематич. заметки по метер. гербар. Томск. унив., 5—6.— Флора СССР, II. (1934).— Шелудякова В. А. (1948а). Растительность Верхоянского района Якутской АССР.— Шелудякова В. А. (1948б). Растительность северо-востока Якутии. Докл. на I научн. сесс. Якутск. базы АН СССР.— Яровой М. И. (1939). Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта.— Gajewski W. (1934). *Avenastrum desertorum.* A monographical study. Bull. de l'Acad. Polon. des scienc. et des lettres, Sér. B.— Henrard J. Th. (1940). Note on the Nomenclature of grasses. *I.* Blumea, *III*, 3. — Saint-Yves A. (1931). Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum.* Candollea, *IV*.

FRAGMENTS OF RELIC STEPPES WITH *HELICTOTRICHON KRYLOVII* (N. PAVL.) HENRARD IN THE YAKUTSK ASSR.

By M. N. Karavayev

SUMMARY

Eight phytocoenoses with *H. krylovii* as the dominant, found in isolated relic habitats, are described. The distribution area of this endemic species of the Yakutsk ASSR. is discontinuous. It is divided into four isolated areas. The association Helictotrichetum krylovii is composed of Eurasiatic steppe species, high-mountain and mountain-steppe species, some of which are endemic.

В. В. Скрипчинский

ЕСТЕСТВЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ДЛИНЫ ДНЯ В ТРОПИКАХ КАК ФАКТОР, РЕГУЛИРУЮЩИЙ РИТМЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ МЕСТНЫХ РАСТЕНИЙ

С 2 рисунками

(Получено 20 IV 1956)

Вопрос о характере факторов, управляющих процессами роста и развития растений, в течение ряда десятилетий вызывал борьбу между сторонниками полной независимости таких процессов от условий внешней среды и исследователями, которые установили, что изменения среды прямо или косвенно регулируют процессы онтогенеза. В настоящее время последняя точка зрения является, без сомнения, господствующей.

Однако этот вывод, ставший уже бесспорным для районов умеренного климата земного шара, до последнего времени не получил должного признания при объяснении особенностей развития растений в тропиках, которые до сих пор дают пищу для виталистических представлений об эндогенной ритмике, якобы вообще независящей от условий среды (Bünning, 1940, 1948а, 1948б, и др.).

В процессе работы по изучению «стадийности» риса нам (Скрипчинский, 1940а, 1947, 1950) пришлось столкнуться с фактами, объяснение которых выходит за пределы данной культуры и позволяет вскрыть некоторые закономерности, имеющие более широкое биологическое значение. В частности, сделанные нами выводы, выявляя особенности реакции риса на фотопериодическое воздействие в тропиках, дают возможность на этом конкретном примере показать, что между тропиками и местностями умеренной зоны нет принципиального различия в факторах, регулирующих онтогенез растения.

Прежде чем приступить к анализу добытых нами фактов, остановимся на истории вопроса о регулировке ритма роста и развития растений как в умеренных широтах, так и в тропиках.

Еще в 60-х годах прошлого столетия А. Н. Бекетов (1862) выделил теоретическую морфологию растений, которая, по его мнению, должна представить «изложение причин и законов растительных форм». Его ученик К. А. Тимирязев (1878, 1890) показал, что физиолог, действуя на растения факторами внешней среды, «начинает разоблачать тайну образования растительных форм», в результате чего «форма несомненно начинает признавать над собою нашу власть и подчиняться нашим экспериментальным методам».

Первая работа, доказавшая возможность управления циклами развития растения путем воздействия факторами внешней среды (концентрация питательного раствора), была выполнена А. С. Фаминцыным с водорослями *Chlorococcum infusionum* и *Protococcus viridis* (Фаминцын, 1871).

По-иному ставили в те годы вопрос наиболее известные немецкие физиологи. Так, Сакс (Sachs, 1874) высказал мысль, что растениям свойственны автономные процессы, независящие от внешних условий. Позже Пфеффер (Pfeffer, 1897, 1901—1904) распространил эту мысль на процессы развития растений и назвал изменения, вызываемые влиянием внешней среды «айтиономными», а изменения, не зависящие от внешней среды — «автономными».

Против этой точки зрения выступил Клебс, который, идя по пути, намеченному А. Н. Бекетовым, А. С. Фаминцыным и К. А. Тимирязевым в ряде работ, сначала с низшими (Klebs, 1890, 1896), а затем и высшими растениями (Klebs, 1903, 1910; Клебс, 1905), показал, что процессы их роста и развития в зоне умеренного климата определяются воздействием факторов внешней среды.

Тогда сторонники «автономизма» перенесли центр тяжести своих доказательств в тропики.

Еще Треуб (Treub, 1887) обратил внимание на наличие чередования периодов покоя и роста деревьев в тропиках (Ява) и объяснил его внутренним ритмом, якобы присущим тропическим растениям. Объяснение Треуба было поддержано Габерландтом (Haberlandt, в 1893 г.) и особенно Шимпером (Schimper, 1898). Позже этот взгляд разделялся Фолькенсом (Volkens, в 1903 г., 1912), Райтом (Wright, 1905), Симоном (Simon, в 1914 г.), Иостом (1914), Ивановским (1919), Любименко (1923), Бертхольдом, Друде, Вебером, Шпетом и рядом других ботаников.

Виталист А. Кернер (1901) откровенно писал, что лишь при посредстве жизненной силы может быть объяснена замечательная периодичность поднятия сока, цветения и других явлений у растений. Интересно отметить, что переводчик книги Кернера А. Г. Генкель указал на ошибочность этого заключения и дал явлению правильное материалистическое объяснение.

Основаниями для доказательства эндогенного происхождения ритмов роста и развития с точки зрения автономистов являлись два положения: 1) установление факта наличия правильной периодичности некоторых процессов роста и развития (покой, листопад, цветение и плодоношение) у ряда тропических растений при их естественном произрастании и 2) утверждение, что климат в приэкваториальном районе тропиков якобы совершенно постоянен и неизменен в течение года.[1] Отсюда делалось заключение, что наблюдающиеся случаи ясной периодичности в росте и развитии растений в тропиках не зависят от влияний климата и погоды, т. е. не зависят от условий внешней среды.

Таким образом, тропики сделались последним «убежищем» автономистов. Тогда Клебс перенес туда центр своих работ. Посетив Бюйтензорг (Ява), он на месте изучил ритм развития туземных растений, а затем привез коллекцию тропических растений в Европу, где продолжал с ними экспериментировать. Итоги работы изложены им в серии статей (Klebs, 1911, 1912, 1915, 1917). На основе этих опытов он попытался дать объяснение установленным фактам.

Исходя из «закона ограничивающих факторов», предложенного Либихом, Клебс считал, что ритмы роста и покоя у тропических растений обусловливаются периодически наступающим нарушением обмена веществ. Непрерывно продолжающийся интенсивный фотосинтез создает большое количество ассимилятов, в результате чего складывается ненормальное соотношение между количеством углеводов и минеральных солей (в частности азотных), воспринятых из почвы. Эта диспропорция инактивирует деятельность ферментов и тем самым вызывает прекращение роста и наступление состояния покоя. Таким образом, по Клебсу, причиной ритма являются все-таки условия внешней среды, а не врожденные (автономные) процессы.

Однако объяснение, данное Клебсом, крайне недостаточно. Во-первых, он исходит из ограниченного «закона» Либиха. Во-вторых, цепь процессов, намеченная Клебсом, представляет лишь умозрительную гипотезу, не обоснованную аналитическими данными и не подтвердившуюся впоследствии.

Все это привело к тому, что взгляды Клебса и его объяснение ритма роста древесных растений в тропиках разделяли лишь немногие ученые (например, Lacon,

---

[1] Несомненно, что пищу для подобных утверждений давали многие старые описания тропического климата. Для иллюстраций приведем выдержки из работ двух авторитетных исследователей экваториальных районов. Альфред Уоллес пишет: «Жителю умеренного пояса трудно представить себе, с одной стороны, внезапные, мощные контрасты полярного климата, а с другой — удивительное однообразие тропического. Изменение продолжительности дня, постоянное чередование весны, лета и осени, с пестротой их красок, и унылой, бесцветной зимы — все это постоянно повторяющиеся явления, которые как бы выражают собой закономерность течения природных процессов. На экваторе нет ничего подобного; там царствует вечное лето, вечное равноденствие». Известный исследователь Амазонки Бетс, пишет, что в тропиках: «Все дни года более или менее похожи один на другой. . . периодические явления в жизни животных и растений различных видов, даже отдельных особей одного вида, вовсе не приурочены к какому-либо определенному времени года, как в умеренных странах. На экваторе лес круглый год остается неизменным или почти неизменным. . . Никогда не бывает весны, лета, осени. . . Так как день равен ночи, то всякое нарушение равновесия выравнивается к следующему дню; солнце неизменно пересекает середину неба и дневная температура пребывает из года в год неизменной. Как величав круговорот природы над экватором в его совершенном равновесии и простоте!» (Уоллес, 1936).

в 1912 г., 1915). Большинство же продолжало оставаться на старой точке зрения автономистов. Так, уже значительно позже окончания работ Клебса, Молиш (1933), касаясь его теории, писал, что «это пока лишь предположение, которое экспериментально не обосновано» и что поэтому «нельзя утверждать, что периодичность в жизни растений зависит только от внешних условий», так как «покой многолетних деревьев в тропических областях с ровным климатом еще не может быть удовлетворительно объяснен» (стр. 199; разрядка моя,— *В. С.*). Также Стайлс (Stiles, 1936), наряду с «вызванным покоем», отмечает существование «самопроизвольного покоя» (spontaneous rest), который «наступает спонтанно без прямой связи с внешними условиями» (стр. 381). При этом автор пишет, что «листопад у деревьев в тропиках часто не связан с изменениями окружающих условий (стр. 387; разрядка моя,— *В. С.*).

В настоящее время немецкий физиолог Бюннинг (Bünning, 1948б) повторяет все эти доводы автономистов и пытается дать им теоретическое обоснование. Больше того, явление фотопериодизма, которое столь очевидно приспособительно регулирует многочисленные ритмически повторяющиеся процессы роста и развития растений, он стремится подчинить эндогенной ритмике. Основываясь на своих первоначальных исследованиях (Bünning, 1935), обнаруживших, что у фасоли имеется суточная ритмика в изменении кислотности и выделении углекислоты, а также на наблюдениях за движениями различных органов растений, совершающимися одинаково как при изменяющихся, так и при однородных внешних условиях, он попытался затем увязать эти изменения с фотопериодическим воздействием на растения (Bünning, 1940, 1948а, 1948б, 1948в, 1954). Он считал, что результаты фотопериодического воздействия якобы определяются эндогенным ритмом — сменой так называемых «фотофильной» и «скотофильной» фаз. Совпадение светового периода фотопериодизма с одной фазой якобы усиливает, а с другой, напротив, разрушает стимулирующее действие длины дня.

Не вдаваясь в обсуждение данной концепции Бюннинга,[1] надо отметить ее спекулятивность и построение не на прямых доказательствах, а лишь на целом ряде косвенных соображений.

Для нас интересно то обстоятельство, что свою «теорию» фотопериодизма Бюннинг попытался применить для объяснения развития тропических растений. Однако, несмотря на то, что он провел целый год на Яве, работая в Бюйтензоргском ботаническом саду, а также на то, что ему в то время уже были известны наблюдения Куильмана (Kuilman, 1937), показавшие, что некоторые тропические растения более чувствительны к небольшим колебаниям длины дня, чем растения умеренных широт, он все же, увлеченный своей предвзятой идеей об определяющем значении совпадения или же несовпадения световых и темновых фаз фотопериодизма с гипотетическими «фотофильными» и «скотофильными» фазами эндогенного ритма, сосредоточил все свое внимание на таких совершенно частных моментах, как, например, быстрота перехода от света к темноте и обратно, свойственная тропикам. Это привело к тому, что Бюннинг прошел мимо самого интересного и замечательного явления

[1] Возражая против попытки Бюннинга объяснить фотопериодизм на основе таких эндогенных процессов, мы ни в коем случае не думаем поставить под сомнение многочисленные факты ритмичного изменения жизненных процессов (например, изменение всхожести некоторых семян, хранимых в лаборатории) при константных условиях среды. Очевидно, что эти крайне важные факты должны быть объяснены, исходя из эволюционного хода формирования данного процесса в условиях соответствующей среды, которая, таким образом, и в этом случае является первоисточником для выработавшейся приспособительной реакции, однако зависящей в онтогенезе не от непосредственного воздействия внешнего фактора, а от цепи внутренних процессов, определяемых каким-то другим, пока еще неясным обстоятельством.

регулировки ритмических процессов роста и развития, совершающихся в тропиках под влиянием ничтожно малых изменений естественной длины дня.

В итоге, его пребывание в тропиках оказалось мало продуктивным, и работа, излагающая результаты опытов и наблюдений, проведенных им там, поражает своей бессодержательностью. Однако, как это ни странно, она была настолько высоко оценена некоторыми американскими физиологами, что они нашли нужным перепечатать ее в изданном «Chronica Botanica» сборнике «Symposium Vernalization and Photoperiodism».

Очевидно также, что взгляды Бюннинга разделяются и в настоящее время некоторыми физиологами, о чем свидетельствует, в частности, появление в недавнее время работ Бюнзова (Bünsow, 1953а, 1953б). Бюнзов разделяет взгляды Бюннинга, хотя его собственные наблюдения, показавшие, что затухание ритмических движений лепестков у *Kalanchoe blossfeldiana*, при помещении растения в условия непрерывного света или темноты, подрывают самую основу всей теории Бюннинга.

Все работы Бюннинга, посвященные изложению наблюдений за ритмом роста и развития растений в тропиках, пестрят ссылками на неизменность климата, не могущую, по его мнению, объяснить наблюдаемые ритмы. Таким образом, и у Бюннинга в основе всех заключений лежит некритическое восприятие утверждения, что погодно-климатические условия в тропиках якобы остаются неизменными в течение года, а поэтому и не должны связываться с ритмическими процессами роста и развития.

Ошибочность этого представления недавно была ярко продемонстрирована Л. Е. Родиным (1952, 1953), который, сопоставив ритмы цветения большого количества видов растений с кривыми осадков для некоторых пунктов тропической Бразилии, установил несомненную связь между ними. Это дало ему право сделать вывод о том, что «можно вполне определенно утверждать, что и вечнозеленый тропический лес — гилея — подвержен сезонной ритмике, в противовес ранее установившимся мнениям». Подтверждение его выводов дано и в работах местных исследователей (Ducke a. Black, 1953).

П. А. Генкель и Е. З. Окнина (1948) считают, что частичный покой растений в тропическом лесу связан с особенностями протекания ростовых процессов и представляет эволюционно выработанную систему реакций растений, которая варьирует под влиянием внешних факторов.

Надо также добавить, что многочисленные наблюдения метеорологических станций в тропиках, проводимые в последнее время, ясно показывают закономерности сезонных изменений погоды.

Анализируя, в свете всех этих заключений, имеющийся фактический материал, можно понять существо влияния факторов внешней среды на рост и развитие тропических растений. Руководящими предпосылками при этом являются, во-первых, работы по фотопериодизму, а во-вторых, эволюционное учение Чарлза Дарвина.

В. Н. Любименко и О. А. Щегловой (1927) впервые было выяснено, что фотопериодическая реакция растений зависит от места их географического происхождения. В частности, они показали, что тропические растения требуют наиболее короткого дня, арктические — наиболее длинного дня, а растения умеренного пояса занимают среднее положение между этими двумя типами». Аналогичные заключения в те же годы были сделаны А. В. Дорошенко и В. И. Разумовым (1929), Аллардом (Allard, 1932), Н. Н. Константиновым (1934) и др.

Однако эти заключения были сделаны на основе опытов, проведенных в умеренных широтах. Что же касается экспериментов, проводимых непосредственно в тропиках, то, за исключением работ Мак-Клеланда

(MacCleland, 1924, 1928), даже не касавшихся вопроса о роли фотопериодизма в естественных условиях этих районов, других исследований в то время вообще не было. Интересно отметить, что основоположники теории фотопериодизма Гарнер и Аллард (Garner a. Allard, 1920), исходя из того, что «экваториальные районы земного шара пользуются одинаковой длиной дня в течение круглого года», делали заключение, что здесь «годовая периодичность как длины дня, так и температуры перестает играть важную роль в растительных процессах».

Правда в последнее десятилетие появилось немало работ, касающихся фотопериодизма в тропиках (см. сводки: Whyte, 1946; Уайт, 1949; Sircar, 1948), но все они основывались на изучении трав, а работ (кроме указанной выше работы Мак-Клеланда с *Tephrosia candida* и некоторых наблюдений Бюннинга) по изучению фотопериодической реакции древесных растений в тропиках до сих пор нет.

Поэтому, чтобы понять ритмичность процессов роста и развития растений в тропиках, приходится базироваться не на древесных, а на травянистых сельскохозяйственных растениях, обнаруживающих ясную фотопериодическую реакцию. Одним из таких растений, позволяющих перекинуть «мостик» между странами тропиков и умеренной зоны, является рис. Изучая эту культуру, мы столкнулись с рядом фактов, которые, как нам кажется, позволяют подойти к объяснению некоторых принципиальных вопросов ритма растений в тропиках, а также к более углубленному пониманию путей возникновения так называемой «стадийности» онтогенеза в процессе эволюции.

Несмотря на однообразие тропического климата в отношении температуры и длины дня, во всех районах этого пояса существуют сельскохозяйственные сезоны, связанные с определенными календарными датами. Например, в Бенгалии есть три типа сортов риса: 1) осенний «aus», высевающийся в апреле и созревающий в августе, 2) зимний «aman», высевающийся в мае—июне и убираемый в декабре, и 3) весенний «boro», высеваемый в январе—феврале и убираемый в мае. В других районах эти группы сортов имеют иные названия, календарные сроки их вегетации могут быть сдвинуты в соответствии с местными условиями, но характерным остается то, что каждый сорт строго приурочен к определенному сельскохозяйственному сезону года и в другой сезон высеваться не может (Copeland, 1928; Гущин, 1938).

Сельскохозяйственные сезоны определяют не только возможность посева соответствующих сортов риса, но и других культур. Например, в Бирме (Rhind, 1935) к муссонному периоду приурочены «ранние» сорта кунжута (Hnanyin), высевающиеся в апреле—июне и убираемые в августе—сентябре. К последующему «холодному» периоду приурочены «поздние» его сорта (Hnangyi), высеваемые в сентябре—октябре и убираемые в декабре—январе. Наличие сельскохозяйственных сезонов со своими культурами и сортами описывается и многими другими исследователями.

Поскольку отдельные культуры или сорта одной культуры, будучи строго приурочены к тем или иным сельскохозяйственным периодам, проходят цикл своего развития в определенные календарные сроки, есть основание считать это явление одним из проявлений ритма роста и развития.

Такую приуроченность отдельных культур и сортов только к одному сезону обычно принято объяснять тем, что в другой сезон растение попадает в неблагоприятные условия орошения. Несомненно, что это важнейшая причина такого распределения сортов и культур. Однако надо иметь в виду, что даже при устранении подобных неблагоприятных условий многие сорта не могут выращиваться в несоответствующий календарный период года.

Это иллюстрируется данными опытов, проведенных в южной части Индии (Coimbatore) и на о. Цейлоне (Peradeniya) со сроками посева риса. Результаты этих опытов (Lord a. De Silva, 1931; Ramiah, 1933; Haigh, 1936) суммированы нами в таблице.

Число дней от посева до выметывания (или цветения) риса, высевавшегося в разные сроки в Перадении и Коимбаторе

Время посева	Перадения (Цейлон), 7° с. ш.			Коимбатор (Индия), 11° с. ш.	
	1928—1929 гг., Lord a. De Silva	1933—1935 гг., Haigh		1925—1926 гг. Ramiah	1927—1928 гг. Ramiah
	Mawi	Mawi B-11	Heenati J-CPM-15	Чистая линия № 24	Чистая линия № 24
Январь	302	344	83	104	130
Февраль	220	312	95	224	231
Март	175	300	99	—	—
Апрель	165	256	132	—	—
Май	120	232	125	—	—
Июнь	100	190	95	138	—
Июль	90	173	90	113	113
Август	142	159	94	98	98
Сентябрь	125	141	88	90	85
Октябрь	135	197	102	94	88
Ноябрь	142	276	88	91	116
Декабрь	302	342	90	95	98

Таблица показывает, что продолжительность вегетационного периода всех сортов риса изменяется в зависимости от срока посева. При этом сорта группы Mawi дают значительно бо́льшие колебания, чем сорт Heenati. Объяснить этот результат непосредственным влиянием недостатка воды нельзя, потому что опыты проводились при искусственном орошении. Поэтому причину надо искать либо в других факторах внешней среды (температура, фотопериод), либо предположить, что рису свойственны автономные ритмы, не зависящие от условий внешней среды.

Ни один из авторов, получивших эти результаты, не попытался дать им объяснение. Однако подобное поведение сортов риса привлекло внимание научных работников, работающих в этих районах. Об этом свидетельствует редакционная статья, помещенная в журнале «The Tropical Agriculturist» (Anonymous, 1936), опубликовавшем в свое время работы Лорда и де Силва, а затем Хайфа. В этой статье говорится: «Так как длина дня и температура предполагаются факторами, контролирующими процессы развития, то неясно, почему такие изменения происходят в результате перемены срока посева на фоне столь однообразных внешних условий».

Чтобы выяснить, так ли это в самом деле, мы решили произвести более тщательное сопоставление результатов указанных опытов с естественным изменением длины дня. Результаты этого сопоставления, для опытов, проведенных на Цейлоне, представлены на рис. 1.

При рассмотрении приведенного графика, прежде всего, обращает внимание различное поведение сортов Mawi и Heenati. Растения сорта Mawi, при большинстве сроков посева, приступают к выметыванию и цветению приблизительно в одно время. У сорта же Heenati, независимо

от срока посева, выметывание происходит примерно через равное число дней и приходится на разные календарные даты.

Остановимся сначала на анализе поведения сорта Mawi. В опыте Хайфа особенно наглядно видно, что наступление изучаемой фазы точно приурочено к тому периоду года, когда длина дня достигает наименьшей продолжительности. Сорт того же типа в опытах Лорда и де Силва оказался несколько менее требовательным к короткому дню, но все же и он, в подавляющем большинстве случаев, приступил к выметыванию лишь после того, как началось сокращение продолжительности дня. Единич-

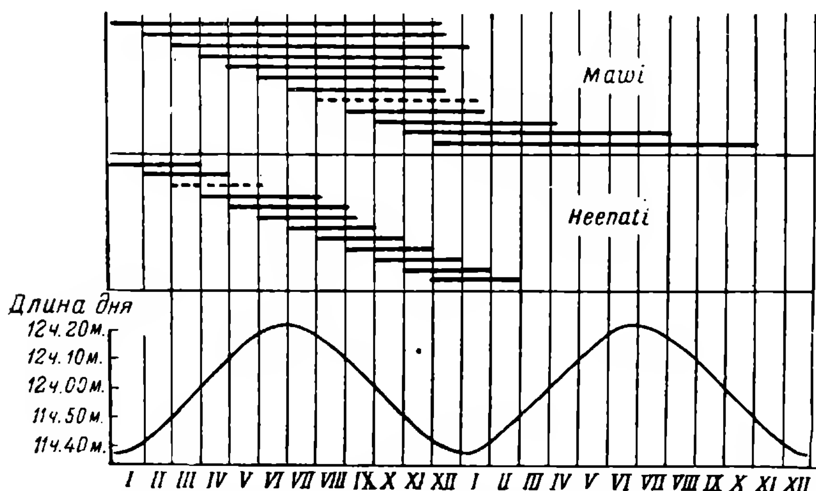


Рис. 1. Изменение периода от посева до выметывания у сортов риса Mawi и Heenati при разных сроках сева, в связи с естественной длиной дня (Перадения, опыты Haigh 1933—1935 гг.).

ные случаи (октябрьские посевы), когда выметывание совпало с нарастающей ветвью кривой длины дня, объясняются, вероятно, тем, что, развиваясь в течение зимних месяцев на фоне короткого дня, растения этих сроков посева успели получить необходимое им фотопериодическое воздействие до того момента, когда продолжительность дня начала существенно возрастать.

Таким образом, представленный график не оставляет никакого сомнения в том, что выметывание и цветение риса Mawi приурочено к наиболее коротким дням года. А это дает основание утверждать, что наступление данной фазы определяется естественным сокращением длины дня.

Теперь остается объяснить причину совершенно иного поведения сорта Heenati. Чтобы понять ее, надо рассмотреть, в каких условиях нормально развиваются оба эти сорта. На чертеже нормальный период вегетации каждого сорта показан пунктирной линией. Из графика ясно, что сорта типа Mawi нормально вегетируют в период с августа по декабрь (сельскохозяйственный сезон maha), т. е. развиваются на фоне непрерывно сокращающегося фотопериода. Сорта же типа Heenati, приуроченные к другому сельскохозяйственному сезону (yala), нормально вегетируют в период с марта по май, т. е. испытывают влияние непрерывно удлиняющегося фотопериода. В итоге, у первых фотопериодическая реакция осуществляется тогда, когда длина дня приближается к годовому минимуму, а у вторых — когда она недалека от максимума. В то же время сорт Heenati остается короткодневным, показателем чего является запаздывание выметывания при посеве в ап-

реле и мае, свидетельствующее о некотором замедлении фотопериодической реакции под влиянием длинных июньско-июльских дней. В целом же можно сказать, что растения сорта Mawi могут давать фотопериодическую реакцию лишь под влиянием самых коротких дней, а растения сорта Heenati — почти одинаково успешно при любой продолжительности длины естественного дня.

Материалы опытов Рамия, проведенных в Коимбаторе, дают такую же картину, как и сорта типа Mawi в Перадении. Здесь точно так же цветение растений разных сроков посева приурочивается к периоду сокращенной длины дня и существенно задерживается, если рост происходит при увеличенной его продолжительности.

Все это делает достаточно бесспорным заключение, что ритм роста и развития риса в тропиках определяется в первую очередь естественным изменением длины дня.

Делая такой вывод мы базировались также и на некоторых других данных, дававших ему косвенное подтверждение.

Так, Гарнер и Аллард (Garner a. Allard, 1930) обнаружили аналогичное влияние естественной длины дня в пункте, находящемся на 39° с. ш., на цветение сои, выращиваемой в теплице в течение круглого года. Сравнивая результаты их опытов, с результатами сроков посева риса в Перадении и Коимбаторе, можно отметить, несомненное сходство в поведении сои Билёкси (типичное растение короткого дня) и риса Mawi. С другой стороны, рис Heenati ведет себя точно так же, как сорт сои Мандарин (нейтральный к длине дня).

Еще более яркий пример дают опыты Ринда (Rhind, 1935) с кунжутом, проведенные в Манделе (Бирма, 22° с. ш.). Здесь имеется сходство в поведении риса Mawi с «поздними» сортами кунжута (Hnangyi), оказавшимися при испытании типичными растениями короткого дня. С другой стороны, сорт риса Heenati вел себя так же, как «ранние» сорта кунжута (Hnanyin), не реагирующие на длину дня. Напомним, что «ранние» сорта кунжута растут в Бирме в весенние (подобно Heenati), а «поздние» — в осенне-зимние (подобно Mawi) месяцы года.

Учитывая все эти факты, мы уже довольно давно высказали предположение (Scripchinsky, 1940б) о том, что их объяснение надо искать в изменении естественной длины дня. Это предположение привлекло внимание физиологов, работающих в тропиках, и, будучи экспериментально проверено в условиях Цейлона, Малайи и Индии, получило полное подтверждение (Saran, 1945; Sircar, 1948; Chandraratna, 1948, 1954; Jagoe, 1952; Misra, 1954а, 1954б; Misro, Misra a. Sastri, 1953; Gangulee, 1954; Velasco a. Manuel, 1955).

Таким образом, вопреки предположениям Гарнера и Алларда (Garner a. Allard, 1920) было установлено, что и в тропиках фотопериодическая реакция играет огромную роль.

Вообще такая возможность реагировать на небольшие изменения длины дня не должна казаться чем-то выходящим из ряда вон, после того как было показано (например, Мошков, 1940), что «критическая длина дня» для многих растений может быть установлена с точностью до 15—30 минут.

Вместе с тем факт сильного влияния ничтожно малых колебаний естественной длины дня на ритм процессов роста и развития риса в тропиках нельзя рассматривать с узкой точки зрения только данной культуры. Несомненно, что этот факт имеет значительно более широкое и принципиально важное значение. Он говорит прежде всего о том, что при исследовании проблемы ритма растений в тропиках надо отрешиться от привычки, присущей жителям умеренного пояса, — учитывать лишь резкие

сезонные колебания всех элементов климата; вследствие этой привычки исследователи умеренных широт, попадая в тропики, не замечают менее значительные, но не менее важные изменения отдельных элементов, свойственные климату тропическому.

Физиолог, стоящий на позициях подлинного дарвинизма, никогда не будет удивляться тому, что организмы, в процессе своей эволюции, выработали способность реагировать на самые малые изменения условий внешней среды, которые для поверхностного наблюдателя кажутся несущественными.

Анализ климатических особенностей Цейлона, в связи с историей культуры риса (De Silva, 1954; Де Силва, 1955), позволяет дать объяснение установленным фактам.

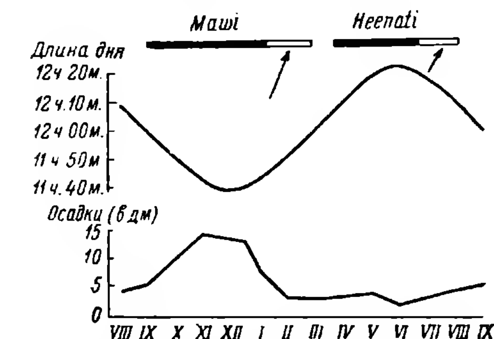


Рис. 2. Продолжительность вегетационного периода сортов риса Mawi и Heenati при нормальных сроках сева в районе Тринкомали, в связи с естественным фотопериодом и выпадением осадков.

Светлые отрезки (указаны стрелкой) — период созревания семян.

Рис был перенесен на Цейлон из Индии предками сингалезов, начавших переселяться сюда за несколько столетий до нашей эры, и в течение 1½—2 тысячелетий возделывался преимущественно в северо-восточных засушливых районах острова. Характерной климатической особенностью этих районов является регулярное чередование относительно короткого сезона достаточного (и даже избыточного) увлажнения с длительным сезоном суровой засухи. Особенности каждого сезона определяются количеством осадков, выпадающих в соответствующие месяцы года.

На рис. 2 показана динамика распределения осадков в районе Тринкомали, характеризующая влажные и засушливые сезоны. Здесь же показаны: изменение естественной длины дня, а также периоды нормальной вегетации сортов риса типа Mawi и Heenati.

Сопоставление всех этих данных дает основание для следующих заключений.

Сорта риса типа Mawi нормально высеваются перед наступлением влажного сезона в конце августа или в начале сентября, а убираются в марте после окончания дождей при наступлении засухи. Таким образом, фазы развития от кущения до цветения проходят у них при обилии влаги, а процесс поспевания семян совпадает с сухим периодом. Если учесть, что период от выхода в трубку до цветения является для риса критическим, с точки зрения потребности в обильном количестве влаги (Ерыгин, 1950), а созревание семян, напротив, более успешно происходит при подсыхании почвы, то одного взгляда на график достаточно, чтобы понять, что развитие сорта Mawi при данном сроке посева оказывается точно приспособленным к ходу погодных условий.

Из графика видно, что всякое смещение таких фаз развития, как выметывание и поспевание семян в данных условиях, неизбежно должно было бы привести к частичной или даже полной гибели урожая. Если бы выметывание запаздывало и происходило бы в то время, когда дожди кончились, тогда возникла бы череззерница и щуплость семян. С другой стороны, слишком раннее выметывание привело бы к поспеванию семян до окончания сезона дождей, что в условиях Цейлона делает невозможным проведение нормальной уборки урожая и приводит его к гибели.

Таким образом, совершенно ясно, что лишь те формы риса Mawi, которые смогут самым точным образом регулировать время наступления фазы выметывания, произведут нормальное количество семян. Все же остальные неизбежно будут обречены на гибель либо от избытка, либо от недостатка влаги. Не менее ясно и то, что такая регулировка успешно осуществляется в результате того, что в процессе отбора, протекавшего в предыдущие тысячелетия, были выделены формы, способные давать фотопериодическую реакцию лишь при определенной длине дня, свойственной отрезку времени, предшествующему периоду окончания дождей и началу засухи.

По-иному складываются условия произрастания сорта Heenati. Он возделывается в засушливый сезон на поливных землях за счет влаги, которая собирается в искусственных водохранилищах в период обильных дождей. Время посева его семян определяется освобождением полей после уборки первого урожая, и поэтому развитие происходит в период наибольшей продолжительности дня. Поскольку запасы воды в водохранилищах сравнительно невелики и обеспечивали полив лишь в течение небольшого периода времени, здесь должны были отбираться наиболее скороспелые формы, вовсе лишенные фотопериодической реакции. Этим вполне рационально объясняется очень слабая реакция данного сорта на изменение естественной длины дня при разных сроках посева. Наличие же у него некоторой задержки развития под влиянием самых длинных июньско-июльских дней, возможно, является результатом того, что отбор менее чувствительных форм еще не завершился, так как сама культура орошаемых сортов риса типа Heenati более молода, чем культура неорошаемого риса Mawi, и отбор тут действовал менее продолжительное время. Попутно следует подчеркнуть, что по свидетельству одного из старых исследователей Цейлона (Percival, 1805), местное население издавна уделяло большое внимание мероприятиям, обеспечивающим одновременность созревания риса в целях более рационального использования земли для посева последующих культур.

Установленные факты дают материал для выяснения принципиально важного вопроса о приспособительном значении «стадий» развития и о путях эволюционного формирования таких приспособлений.

Уже давно В. М. Катунский (1940), обсуждая вопрос о значении фотопериодической реакции, убедительно показал, что у растений возможность прямого приспособления к периодам низкой температуры и засухи исключена и что они ориентируются во времени путем реакции на естественное изменение длины дня как фактора, который из века в век с астрономической точностью предшествует данному неблагоприятному сезону. Позже эта точка зрения развивалась и Г. А. Самыгиным и М. Х. Чайлахяном (1946), а в последнее время обильный материал, подкрепляющий ее, дают работы А. К. Федорова (1955, и др.). На приспособительное значение «стадии» яровизации для перезимовки озимых впервые указал И. М. Васильев (1940, и др.). В наших, опубликованных лишь частично опытах получены аналогичные данные для ряда однолетних (Скрипчинский, в 1955 г.) и многолетних злаков.

Анализ фотопериодической реакции у цейлонских сортов риса в естественных условиях с полной очевидностью подчеркивает ее огромное приспособительное значение, определяющее, по сути дела, самую возможность возделывания этих сортов в данных конкретных условиях.

Вместе с тем анализ возникновения фотопериодической реакции у цейлонских сортов риса с полной очевидностью отвергает ламаркистский принцип прямого приспособления (Любименко, 1933; Ramaley,

в 1935 г., и др.) к тем условиям, при которых развивается организм, и прекрасно укладывается в дарвиновские представления об отборе тех форм, которые в данных условиях среды обеспечивали наилучшее воспроизведение организма. Как ясно из рис. 2, у риса Mawi выработалась способность давать фотопериодическую реакцию лишь при самых коротких днях, так как это полезно для растения с точки зрения приспособления к режиму влажности. Более длинные дни начала вегетации не допускают ее реализации, так как это привело бы к вредным для растения последствиям. У риса же Heenati, напротив, выработалась способность успешно проходить развитие при более длинных днях.

Поэтому вполне оправданным является заключение Г. А. Самыгина (1946) о том, что в экваториальной зоне могут возникать не только растения короткого дня, но и нейтральные. Однако тут же надо отметить, что отсутствие в его распоряжении данных о чувствительности тропических растений к ничтожным изменениям естественной длины дня привело автора к категорическому заключению о том, что «даже при существовании сезонного изменения того или иного фактора, например выпадения осадков, приспособление к этой сезонной ритмичности у экватора не могло идти через выработку у растений фотопериодической реакции, поскольку длина дня остается почти одинаковой и в период дождей и в период засухи» (стр. 155).

Приведенные нами выше факты показывают, что в действительности дело обстоит не так. При этом надо добавить, что, если мы в своей работе пользовались опытами, проведенными приблизительно на 7° с. ш., то опыты Яго (Jagoe, 1952), проведенные в Малайе на ряде пунктов от Alor Star (6°09′ с. ш.) до Сингапура (1°18′ с. ш.), дали аналогичные результаты.

Опираясь теперь на принципиальные заключения, полученные в опытах с рисом, можно подойти и к анализу поведения тропических видов деревьев, ритмы роста и развития которых привлекали внимание цитированных в начале работы исследователей.

Нет никакого сомнения в том, что имеется весьма далеко идущая аналогия между ритмически повторяющимися жизненными процессами таких деревьев (листопад, цветение и плодоношение), приуроченными к определенными календарным датам или сезонам, и теми явлениями, которые описаны для риса. Эта аналогия дает право выдвинуть рабочую гипотезу, по которой такие ритмичные процессы у деревьев также обусловливаются влиянием изменения естественной длины дня, а не являются следствием эндогенных ритмов, не зависимых от условий внешней среды. Зависимость наступления периода покоя и листопада у многих видов деревьев умеренной зоны от длины дня была экспериментально обоснована рядом советских ученых (Любименко и Щеглова, 1927; Мошков, 1930, 1936, 1939; Богданов, 1931; Шапошников, 1935; Булгакова, 1937; Еленев, 1938; Пимахов, 1938; Щепотьев, 1939; Мальчевский, 1946, и др.). Поэтому есть все основания предполагать, что аналогичное явление обнаружится и в тропиках, после того как там будут проведены специальные опыты. В частности, наличие листопада и образование годичных колец в древесине бука, выращенного на Яве, вполне аналогичное тому, что наблюдается в умеренных широтах, вероятно обусловлено, вопреки мнению Бюннинга (Bünning, 1948б), не чем иным, как годичным ходом изменения длины дня.

Учитывая, что проверка сделанных нами предположений могла бы помочь решению важного теоретического вопроса о причинах ритма древесных растений в тропиках, было бы интересно, если бы физиологи, работающие в приэкваториальной зоне, провели соответствующие опыты и наблюдения.

Выводы

1. Развитие растений риса, приводящее к образованию репродуктивных органов (выметывание), в приэкваториальной зоне тропиков регулируется фотопериодическими факторами, зависящими от годичного изменения естественной длины дня.

2. У цейлонских сортов риса фотопериодическая реакция имеет ясно приспособительный характер, обеспечивая благополучное перенесение ими периодов избыточного увлажнения и губительной засухи. Возникновение особенностей фотопериодической реакции у цейлонских сортов риса получает рациональное объяснение на основе законов Дарвина и не может быть объяснено, если исходить из ламаркистского принципа прямого приспособления.

3. В условиях тропиков ничтожно малые различия в длине дня могут оказывать на развитие растений очень существенное влияние, и поэтому их нельзя недооценивать.

4. Анализ опытов, проведенных с рисом, дает основание предполагать, что ритмы роста и развития древесных пород в тропиках, описанные многими авторами, могут быть объяснены на основе выявления их зависимости от воздействия факторов внешней среды (в первую очередь от длины дня) и сделают ненужными виталистические гипотезы о наличии эндогенных ритмов, не зависящих от окружающих условий. Крайне желательно проведение экспериментальной проверки этого предположения непосредственно на месте в тропиках.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевская Н. А. (1950). Ритм развития и акклиматизация травянистых растений. Сб. «Растение и среда», т. 2.— Бекетов А. Н. (1862). Курс ботаники. — Богданов П. (1931). О фотопериодизме у древесных пород. Тр. и исслед. по лесн. хоз. и лесн. промышленн., 10.— Булгакова З. П. (1937). Влияние длины дня на распускание покоящихся почек у древесных растений. Бот. журн. СССР, 5.— Васильев И. М. (1940). О стадии яровизации. ДАН СССР, XXVII, 2.— Винклер Г. Г. (1908). Смена листвы в наших широтах и под тропиками. Естествозн. и географ., *13*, 4.— Генкель П. А. и Е. З. Окнина. (1948). Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы клеток. Тр. Инст. физиолог. раст. СССР, *VI*, 1. — Гупало П. И. (1954). Пути дальнейшего развития теории онтогенеза растений. Усп. совр. биолог., *XXXVII*, 1. — Гущин Г. Г. (1938). Рис.— Дарвин Ч. (1939). Происхождение видов путем естественного отбора. Соч. *3*.— Де Силва. (1955). География Цейлона.— Дорошенко А. В. и В. И. Разумов. (1929). Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., *22*, 1.—Еленев Л. К. (1938). О фотопериодизме тунга. Сов. субтроп., 6 (46).— Ерыгин П. С. (1950). Физиологические основы орошения риса.— Ивановский Д. И. (1919). Физиология растений.— Иост Д. (1914). Физиология растений.— Катунский В. М. (1940). О приспособительном значении фотопериодической реакции растений. Сб. научн. работ комсомольцев-биологов.— Кернер А. (1901). Жизнь растений, *I*. — Клебс Г. (1905). Произвольное изменение растительных форм. — Константинов Н. Н. (1934). Фотопериодизм хлопчатника.— Лысенко Т. Д. (1936). Теоретические основы яровизации.— Любименко В. Н. (1923). Курс общей ботаники.— Любименко В. Н. (1933). К теории искусственного регулирования длины вегетационного периода у высших растений. Сов. бот., 6. — Любименко В. Н. и О. А. Щеглова. (1927). О фотопериодической адаптации. Журн. Русск. бот. общ., *12*, 1—2.— Максимов Н. А. (1948). Краткий курс физиологии растений. — Мальчевский В. П. (1946). Применение искусственного света для ускорения роста и развития сеянцев древесных пород. III. Получение нескольких вегетационных периодов у древесных пород в один год. Тр. Инст. физиолог. растен., *3*, 2.— Молиш Г. (1933). Физиология растений как теория садоводства.— Мороз Е. С. (1948). Экспериментально-экологические исследования периода покоя у древесных растений. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. IV, *6*.— Мошков Б. С. (1930). О фотопериодизме некоторых древесных пород. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., *22*, 2.— Мошков Б. С. (1936). Свет и листопад древесных растений. Сов. субтроп., 7 (23).— Мошков Б. С. (1939). Фотопериодизм и засухоустойчивость многолетних растений. ДАН СССР, 4. — Мошков Б. С. (1940). О критических

и оптимальных фотопериодах. Сов. бот., 4.— Пимахов Ф. С. (1938). Влияние фотопериодического воздействия на ускорение развития и морозоустойчивость тунга. Сов. наука и техн. (Ташкент), 6.— Разумов В. И. (1930). О фотопериодическом последействии в связи с влиянием на растения сроков посева. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. *23*, 2.— Родин Л. Е. (1952). Пять недель в Южной Америке.— Родин Л. Е. (1953); О сезонной ритмике тропического леса. Бот. журн., 4. — Самыгин Г. А. (1946). Фотопериодизм растений. (Предисловие М. Х. Чайлахяна). Тр. ИФР им. Тимирязева, III, 2.— Скрипчинский В. В. (1940а). Яровизация риса. ДАН СССР, *XXIX*, 5—6. — (Скрипчинский В. В.) Scripchinsky. (1940б). The factor which stimulated the rice into flowering under tropical conditions. The Tropical Agriculturist, *95*, 4.— Скрипчинский В. В. (1947). Ветвление соломины риса. Тр. Ставроп. СХИ, 2.— Скрипчинский В. В. (1950). Световая стадия развития и продвижение культуры риса на север. Тр. Ставроп. СХИ, IV. — Тимирязев К. А. (1878). Основные задачи физиологии растений.— Тимирязев К. А. (1939). Главнейшие успехи ботаники в начале XX столетия. Соч., VIII.— Тимирязев К. А. (1890). Факторы органической эволюции.— Уайт Р. Р. (1949). Возделывание сельскохозяйственных растений и окружающая среда. — Уоллес А. Р. (1936). Тропическая природа.— Фаминцын А. С. (1871). Anorganische Salze aus angezeichnetes etc. Mel. biol. (Цит. по: Ивановский, 1919).— Федоров А. К. (1955). О биологии развития некоторых многолетних трав. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2.— Чайлахян М. Х. (1955). Развитие озимых при их прививках на яровые формы. Физиолог. растен., *2*, 3.— Шапошников Д. С. (1935). Фотопериодизм и географическое происхождение эвкалиптов. Сов. субтроп., 7 (11).— Щепотьев Ф. Л. (1939). О влиянии короткого дня на рост древесных растений. ДАН СССР, *XXIII*, 7.— Allard H. A. (1932). Length of day in relation to the natural and artificial distribution of plants. Ecology, *13*, 3.— Anonymous. (1936). Vernalization and phasic development of plants (Review). The Tropical Agriculturist, *86*, 3.— Bünning E. (1935). Zur kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Insekten und bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., *53*.— Bünning E. (1940, 1948a). Studien über photoperiodizität in den Tropen: 1) Forschungsdienst, 1940, *10*, 6, 2) Symposium Vernalization and Photoperiodism 1948.— Bünning E. (1948б). Entwiklung und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin—Göttingen—Heidelberg.— Bünning E. (1948в). Entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. Symposium Vernalization and Photoperiodism.— Bünning E. (1954). Der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik bei photoperiodischen Störlicht-Versuchen mit *Soja*. Physiol. plantarum, *7*, 3 — Bünsow R. (1953а). Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoe Blossfeldiana*. Planta, *42*, 3.— Bünsow R. (1953б). Über den Einfluß der Lichtmenge auf die endogene Tagesrhythmik bei *Kalanchoe blossfeldiana*. Biolog. Zbl., *72*, 9—10.— Chandraratna M. F. (1948). The effect of day length on heading time in rice. The Tropical Agriculturist, *104*, 3.— Chandraratna M. F. (1954). Photoperiodic response in rice (*Oryza sativa* L.). I. Effect on inflorescence initiation and emergence. New. Phytologist, *53*, 3.— Copeland E. B. (1928). Rice, London.— De Silva S. F. (1954). A regional geography of Ceylon, Colombo.— Ducke A. a. G. A. Black. (1953). Phytogeographical notes on the Brasilian Amazon. Anals Acad. brasileira cienc, *25*, 1.— Gangulee H. C. (1954). Types of flowering behaviour in rice *Oryza sativa* Linn. and the distinctiveness of the aman type. Current Science, *23*, 3.— Garner W. W. a. H. A. Allard. (1920). Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. Agric. Res., *18*, 11.— Garner W. W. a. H. A. Allard. (1930). Photoperiodic responses of soybeans in relation to temperature and other environmental factors. Journ. Agric. Res., *41*, 10.— Haigh J. C. (1936). A note on the effect of sowing date en the age of paddy. The Tropical Agriculturist, *86*, 5.— Jagoe R. B. (1952). Photoperiodism of *Oryza sativa* in Malaya. The Malayan Agricult. Journ., *35*, 2.— Klebs G. (1890). Ueber Vermehrung von Hydrodiction urticulatum. Biolog. Zbl., 9.— Klebs G. (1896). Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. (2-te Auflage, Jena, 1928).— Klebs G. (1903). Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Ein Beitrag zur Physiologie der Entwickelung. Jena.— Klebs G. (1910). Alternation in the development and forms of plants as a result of environment. Proc. Royal Soc., Ser. B., *82*, 559.— Klebs G. (1911). Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsberichte der Heidelberger Acad. d. Wissenschaften, 23 Aufhandlung.— Klebs G. (1912). Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biolog. Zbl., *32*, 5.— Klebs G. (1915). Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Jahrbücher f. wiss. Bot., *65*.— Klebs G. (1917). Über das Verhältniss von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zbl., *37*, 8.— Kuilman L. W. (1937). Photoperiodizitait bij Rijst. Landbaw. Buitenzorg, *13*. (Цит. по: Bünning, 1940). — Lakon G. (1915). Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe den Pflanzen. Biolog. Zbl., *35*.— Lord L. a. J. S. T. De Silva. (1931). Paddy Notes (IV). A note on the effect of sowing date on the age on Maha Paddy. The Tropical Agriculturist, *76*, 6.— McClelland T. B. (1924). The photoperiodism of *Tephrosia candida*. Journ.

Agr. Res., *28*, 5.— M c C l e l l a n d T. B. (1928). Studies of the photoperiodism of some economic plants. Journ. Agr. Res., *37*, 10.— M i s r a G. (1954a). Photoperiodism in rice. I. Photoperiodic response of the variety of Dalna (spring) rice. Bull. Torrey. Bot. Club., *81*, 4. — M i s r a G. (1954б). Photoperiodic response in early variety of rice. Curr. sci., *23*, 7. — M i s r o B., S. S. M i s r a a. A. B. S a s t r i. (1953). Photoperiodic behaviour of certain varieties of rice. Curr. sci., *22*, 9.— P e r c i v a l R. (1805). An account of the island of Ceylon. London.— P f e f f e r W. (1897, 1901—1904). Pflanzenphysiologie, *I*, 1897, II, 1901—1904. — R a m a l e y F. (1934). — Inflnence of supplemental light on blossoming. Bot. Gaz., *96*, 1.— R a m i a h K. (1933). Inheritance of flowering duration in rice (*Oryza sativa* L.). The Ind. Journ. Agr. Sci., II.— R h i n d J. A. S. (1935). A note of photoperiodism in *Sesamum*. The Ind. Journ. Agr. Sci., *V*, VI.— S a c h s J. (1874). Jahrbüch. der Botanik. Leipzig.— S a r a n A. B. (1945). Studies on the effect of «short» and «long day» treatment on the growth period and of flowering dates of different paddy varieties. Journ. Ind. Bot. Soc., *24*, 3; Ref. Biological Abstracts, *20*, 8, 16209. — S c h i m p e r A. F. M. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena. — S l r c a r S. M. (1948). Vernalization and photoperiodism in the Tropics. Symposium Vernalization and photoperiodism. Chronica Botanica:121—128.— S t i l e s W. (1936). An introduction to the principles of plant physiology. London.— T r e u b M. (1887). Quelques observations sur la végétation dans l'ile de Java. Bull. Soc. v. Bot. de Bruxell. (Цит. по: Klebs, 1911). — V e l a s c o J. R. a. F. C. M a n u e l. (1955). The photoperiodic response of Elon-Elon rice. The Philippine Agriculturist, *39*, 3.— V o l k e n s G. (1912). Laubfall und Lauberneurung in den Tropen. Berlin.— W h y t e R. O. (1946). Crop prodnction and environment. Cambridge.— W r i g h t H. (1905). Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. Ann. Bot. Garden. Peradenija, 2.

Ставрополь-Кавказский.

THE DAY-LENGTH AS A FACTOR REGULATING THE RHYTHMS OF GROWTH AND DEVELOPMENT OF PLANTS IN THE TROPICS

By V. V. Skripchinsky

SUMMARY

The results of the experiments with Ceylon varieties of rice (*Oryza*), carried out in the south of India and in Ceylon, have been analyzed by the author. It has been shown by these experiments, that the development of plants, leading to the formation of reproductive organs, is regulated by photoperiodic factors, associated with slight fluctuations in day-length. The origin of the photoperiodic reaction can be satisfactorily explained on the basis of Darwin's theory of evolution, but it is impossible to explain it on the basis of the Lamarckian principle of direct adaptation.

М. В. Марков

О ДОМИНАНТАХ ФИТОЦЕНОЗА ПО РАБОТАМ СОВЕТСКИХ ГЕОБОТАНИКОВ

(Получено 5 VII 1957)

Безусловной заслугой советских геоботаников следует считать исследование ими фитоценотических отношений в растительном сообществе и выяснения той роли, которую играют доминанты сообщества в определении этих отношений. Понятие «доминант ассоциации» было введено в геоботаническую литературу А. Я. Гордягиным в 1922 г. Близкие к этому понятия были предложены И. Пачоским в 1910 и Г. Н. Высоцким в 1915 гг.: первый предложил среди видов, слагающих растительное сообщество, различать компоненты и ингредиенты, второй говорил о превалидах сообщества. «Компоненты» Пачоского и «превалиды» Высоцкого являются видами, определяющими сообщество, так как они представлены в нем наиболее обильно, проявляются ежегодно и играют решающую роль в создании органической массы сообщества. Было бы, однако, неправильно считать, что «доминанты» Гордягина тождественны «компонентам» Пачоского и «превалидам» Высоцкого. В понятие «доминант сообщества» Гордягин вложил нечто новое, и это новое заключается в подчеркивании их ведущей роли в создании внутренней среды растительного сообщества, его местообитания. Понятие «доминант» растительного сообщества было сформулировано им в работе «Растительность Татарской республики» (1922) следующим образом.[1]

«Виды, входящие в состав сообщества, обыкновенно не являются равноправными: это видно из того, что один или, во всяком случае, немногие виды размножаются в сообществе гораздо обильнее остальных; первые называются поэтому господствующими (доминантами), а вторые — подчиненными. От господствующих видов зависит прежде всего внешний облик или физиономия сообщества, а в значительной степени также и его видовой состав. Последний отчасти стоит в связи со специальным климатом данного сообщества, с его микроклиматом: наблюдения показывают, что тепловой, водный и световой режимы данной географической территории будут не одинаковы в разных растительных сообществах; поэтому, например, некоторые виды, растущие в так называемом мшистом бору, могут оказаться совсем отсутствующими в рядом расположенном мшистом ельнике, соответственно более слабому освещению в последнем сообществе.

«От характера доминантов зависит, далее, количество и состав ежегодно производимой сообществом растительной массы, а равно и количество и состав животной массы, ибо животное население не одинаково в различных растительных сообществах. В связи с этим в разных сооб-

[1] Ниже мы даем выдержки из названной работы А. Я. Гордягина, так как в настоящее время она сделалась библиографической редкостью и многие геоботаники с нею совершенно незнакомы.

ществах будет неодинаковое количество и качество трупных остатков (включая сюда и продукты выделения и отпада живых особей), а следовательно, и характер продуктов их разложения, поскольку таковой зависит от исходных свойств разлагающегося материала; само направление процессов разложения трупных остатков будет различно в разных сообществах, ибо и теперь уже можно утверждать, что состав и количественные соотношения между микроорганизмами, направляющими процессы разложения, будут неодинаковы в разных сообществах. А между тем характер этих продуктов разложения весьма существенно влияет на свойства почвы, а через них и на снабжение растений водой и минеральными солями».

Приведенные нами выдержки из работы А. Я. Гордягина достаточно убедительно говорят о том, что характернейшей чертой видов, доминирующих в растительном сообществе, является не столько их обилие, выраженное числом экземпляров на единице площади, сколько их роль в создании условий местообитания сообщества, его фитоклимата и почвы. Резкий отпечаток, накладываемый доминантами сообщества на его местообитание, в свою очередь определяет видовой состав сообщества не только в отношении видов соподчиненных (или второстепенных), но и в отношении микронаселения почвы. Отсюда вытекает роль доминантов сообщества в создании его аспекта, органической массы и т. д. Говоря о влиянии доминантов сообщества на его видовой состав, Гордягин обращает внимание и на то, что между доминантами и подчиненными видами нередко существуют специфические связи, которые нельзя свести только к микроклимату. Об этом он говорит так:

«Но состав сообщества определяется не только влиянием доминанта на микроклимат. . . образовать сообщество могут лишь виды, запросы которых к внешнему миру известным образом согласованы, то есть виды, которые могут быть названы приспособленными друг к другу. Степень этой взаимной приспособленности не одинакова у различных видов одного и того же сообщества, часть подчиненных видов является поэтому лишь более или менее случайными членами сообщества, тогда как другие подчиненные виды почти всегда являются сопровождающими определенные доминанты, являясь их спутниками в странах с различным общеклиматическим режимом, где, следовательно, и микроклимат при соответственных доминантах не может быть одинаков».

Очень важным для геоботаников является указание Гордягина, что «обыкновенно остается не известным и подлежит еще дальнейшему исследованию, на чем основаны столь тесные связи. . . надлежит допустить, что связи наиболее тесные суть вместе с тем и связи наиболее древние, выpвботавшиеся в течение огромных периодов совместного существования данных видов».

Наконец, очень важно отметить и подчеркнутую Гордягиным роль доминантов в сменах фитоценозов, основанных на том воздействии, которое растительное сообщество оказывает на почву, постепенно изменяя в ней распределение и доступность для растений минеральных солей и воды. В результате «Те виды, для которых добыча солей или воды становится более трудной, чем прежде, будут развиваться в меньшем числе экземпляров, и, следовательно, количественные соотношения между представителями разных видов будут изменяться; при этом и доминирующая роль может перейти к виду, ранее подчиненному; соответственно новому доминанту, еще более перестроятся количественные отношения между остальными видами, и, таким образом, на месте прежнего сообщества окажется другое».

Мысли, высказанные А. Я. Гордягиным о доминирующих и подчиненных видах в растительном сообществе, несмотря на несовершенство

самих терминов, нашли живой отклик в последующих работах советских геоботаников, в той или иной степени затрагивавших вопросы фитоценотических отношений в растительном сообществе, что лучше всего говорит о своевременности постановки вопроса о доминантах.

В 1923 г. В. Н. Сукачев и Г. И. Поплавская в процессе изучения растительного покрова заповедной степи Аскания-Нова разработали свою характеристику фитоценотических типов растений, слагающих растительное сообщество, причем выделенные ими типы очень напоминают фитоценотические типы, выделенные Гордягиным. Поплавская (1924) и Сукачев (1928) выделили следующие фитоценотические типы растений:

I. Эдификаторы — созидатели, строители сообщества, до некоторой степени соответствуют «доминантам» Гордягина.
   А. Аутохтонные (по Поплавской, индепендентные), т. е. растения, являющиеся строителями сообщества в самобытных условиях на данных местообитаниях без влияния человека или животных. На других местообитаниях иногда некоторые из них могут относиться к следующей группе.
   Б. Дегрессивные, т. е. растения, становящиеся на данном местообитании строителями сообщества при изменении растительного покрова под влиянием человека и животных. Без этого влияния они входят в состав сообщества лишь как ассектаторы. Они делаются эдификаторами лишь временно, уступая место аутохтонным эдификаторам при устранении этого влияния. На других местообитаниях или в условиях другого климата они могут явиться аутохтонными эдификаторами.

II. Ассектаторы — растения, хотя и встречающиеся в данной ассоциации и являющиеся соучастниками в построении сообщества, но сами по себе мало влияющие на создание фитоценотической среды внутри его.
   А. Аутохтонные (по Поплавской, индепендентные), т. е. растения, входящие в состав самобытного покрова; они являются закономерно входящими в него в естественном состоянии.
      1. Эдификаторофилы — растения, охотно селящиеся среди густых зарослей эдификаторов, не страдающие от их влияния, иногда даже нуждающиеся в нем, но часто могущие существовать и без него.
         а) Ранневесенние.
         б) Поздневесенние.
         в) Летние.
      2. Эдификаторофобы — избегающие густых зарослей эдификаторов, занимающие прогалинки между ними, явно не выносящие их социального влияния.
         а) Ранневесенние.
         б) Поздневесенние.
         в) Летние.
   Б. Растения, случайно попавшие в сообщество, нормально не свойственные данной ассоциации. Это может быть результатом заноса животными или человеком («сорные» растения в узком смысле слова) или случайного заноса разными агентами растений из других ассоциаций.

Сопоставление понятий «растения-эдификаторы» (Поплавская и Сукачев) и «растения-доминанты» (Гордягин) убеждает нас в полном тождестве их, поскольку точно так же полностью совпадают по смыслу понятия «виды соподчиненные» или, «виды второстепенные» (Гордягин) и «виды-ассектаторы» (Поплавская и Сукачев). Положительным в определении доминантов, данном А. Я. Гордягиным, является достаточно подробное указание их роли в создании внутренней среды фитоценоза, его местообитания и тех путей, по которым эта роль осуществляется. Отрицательным моментом в определении доминантов Гордягиным можно считать само название «господствующие виды», «доминанты», которое совершенно недостаточно вскрывает содержание, вложенное в это название. Предложенное Сукачевым и Поплавской название «эдификатор» нам кажется более удачным. Так или иначе, «доминанты» и «соподчиненные виды» Гордягина вошли в литературу как синонимы «эдификаторов» и «ассектаторов».[1]

---

[1] Об этом приходится говорить, так как некоторые наши геоботаники (см., например, Никитин, 1956) утверждают, что доминанты и эдификаторы не одно и то же.

В. В. Алехин (1936) сделал попытку изменить содержание понятия «доминант»: он предложил «понимать доминанты как обильные виды не только верхнего, но и вообще всех ярусов каждого фитоценоза и отказаться от приравнивания их к эдификаторам. Это предложение Алехина подавляющим большинством геоботаников принято не было, да и не могло быть принято, так как совершенно недопустимо вкладывать в понятие, предложенное каким-либо автором, иное содержание, отличное от того, которое было вложено в понятие автором, предложившим его (к сожалению, однако, это нередко делается). Недопустимость этого должна сделаться законом в науке, так как иначе создастся путаница, крайне осложняющая работу ученых.

Предложенные А. Я. Гордягиным понятия «доминанты» и «соподчиненные виды» нашли свое отражение и в зарубежной геоботанической литературе. Так, Уивер и Клементс в своей книге «Plant ecology» (Weaver a. Clements, 1929) указывают, что на любом участке растительности необходимо различать контролирующие или доминантные виды, которым они противопоставляют виды субдоминантные, или второстепенные. Эти авторы подчеркивают зависимость второстепенных видов от условий среды, создаваемых доминантами. Значительно позднее Скамони (Scamoni, 1955) писал, что Г. И. Поплавская внела понятие «определяющие виды» («bestimmenden Arten»), которые соответствуют доминантам Гордягина. Было бы, однако, неверным утверждать, что все зарубежные геоботанические школы используют понятие «доминанты» и «соподчиненные виды». Этого мы не находим прежде всего в работах швейцарской школы, опирающейся на «верные виды» при изучении ассоциаций, несмотря на то, что «верные виды», больше чем какие-либо другие виды, входящие в состав фитоценоза, зависят от его доминантов (и содоминантов), или, точнее, от той специфической среды, которая создается доминантами (и содоминантами).

Советские геоботаники, широко используя в своих работах понятие «доминирующие виды (=эдификаторы) ассоциации», положили немало труда для дальнейшего анализа этого понятия в отношении признаков доминирования, степени участия доминантов в создании местообитания фитоценоза и, через это, в определении его видового состава и, наконец, причин, определяющих фитоценотическую роль в сложении растительного сообщества отдельных его компонентов, в первую очередь доминантов. Вопрос о том, какие именно признаки отличают виды доминирующие от видов второстепенных, соподчиненных, не может считаться простым, если учесть, что доминирование вида в фитоценозе определяется, прежде всего, той ролью, которую он играет в создании местообитания фитоценоза, структуры фитоценоза и его видового состава. Считать, что все виды, обильно представленные в фитоценозе, являются его доминантами, нельзя, так как само понятие «обилие вида» не является вполне точным. Всем хорошо известно, что в брусничном сосняке (Pinetum vacciniosum) по числу экземпляров на единице площади сосна уступает не только бруснике, но и многим другим видам травяного яруса, а между тем никто не сомневается в том, что именно сосна является основным доминантом соснового леса. На заливных лугах в ассоциации ситняговый стройноосочник (Caricetum gracilis heleocharidosum) осока стройная дает нередко значительно меньше экземпляров на единице площади, чем ситняг болотный, и, несмотря на это, основную роль в создании местообитания ассоциации играет осока стройная, а не ситняг. Решить вопрос о доминировании можно только путем тщательного изучения путей и степени влияния растений, слагающих фитоценоз, на его местообитание.

А. Я. Гордягин, давая определение доминантов, указывал следующие пути влияния их на местообитание сообщества, а через него и на видовой состав:

1) доминанты играют ведущую роль в создании фитоклимата сообщества;

2) доминанты определяют характер почвообразовательного процесса на территории, занятой сообществом;

3) доминанты определяют микронаселение почвы, направление и интенсивность процессов, связанных с этим микронаселением;

4) от доминантов в значительной степени зависит животное население сообщества, в свою очередь очень сильно влияющее на видовой состав и строение сообщества.

Приведенные нами указания А. Я. Гордягина не были им достаточно обоснованы, и их можно рассматривать как рабочие гипотезы, без которых нельзя было продолжать работу.

Г. И. Поплавская (1924) при выделении эдификаторов с епных ассоциаций не делает попытки вскрыть пути влияния эдификаторов *Stipa capillata*, *St. lessingiana* и *St. zaleskii* на растения ассектаторы, и можно только предполагать, на основании приводимых в работе данных, что это влияние идет главным образом через корневые системы. К сожалению, она ограничилась только указанием на роль растений-эдификаторов в создании «фитосоциальной среды» внутри сообщества, причем никакой расшифровки этой роли сделано не было. В последующие годы и другие геоботаники нередко вместо глубокого изучения путей влияния доминантов на виды второстепенные (и обратно!) утверждали значительную роль доминантов в создании фитосоциальной среды фитоценоза, говорили об их высокой конкурентоспособности и этим ограничивались. А между тем только тщательное исследование путей взаимного влияния растений друг на друга позволяло вскрыть самую сущность фитоценотических отношений. Без этого фитоценотические отношения приобрели оттенок неопределенности, что сильно мешало развитию науки о растительном покрове и снижало ее роль в решении важных производственных задач.

Правильное направление в исследовании фитоценотических отношений в растительном сообществе было связано с развитием у нас стационарных геоботанических исследований — это было то направление в геоботанике, которое, по предложению В. Н. Сукачева, получило название «экспериментальное». Ведущая роль взглядов В. Н. Сукачева в развитии этого направления в советской геоботанике достаточно убедительно была показана мною в специальной статье (Марков, 1956). Сейчас можно только отметить, что Сукачеву принадлежит инициатива в разработке первых программ стационарного геоботанического исследования лугов, и все последующие исследователи в этой области лишь развивали дальше идеи, заложенные в этих программах. За 40 лет существования советского государства отечественные геоботаники накопили немало данных, позволяющих установить характер влияния растений друг на друга в растительных сообществах. Основываясь на этих данных, а также учитывая достижения зарубежных ученых, Сукачев (1956) указывает на следующие формы взаимодействия высших растений (формы коакций) в растительном сообществе:

I. Коакции контактные.
- А. Со срастанием организмов.
  1. Паразитизм и полупаразитизм.
  2. Срастание корней.
- Б. Без срастания организмов.
  1. Влияние лиан.
  2. Охлестывание ветвями.
  3. Давление корневищ и корней при их разрастании.

II. Коакции трансбиотические.
1. Через крупных животных.
2. Через микроорганизмы.

III. Коакции трансабиотические.

А. Последствия жизнедеятельности высших растений.
1. Через колины-вещества, выделяемые высшими растениями и специфически действующие на другие высшие растения.
2. Через конкуренцию из-за средств жизни.
3. Через мертвые остатки растений (лесную подстилку, степной войлок, гумус и т. п.).

Б. Только через сближение (ослабление силы ветра, затенение, изменение водного режима и пр.).

Предложенная В. Н. Сукачевым классификация путей влияния растений друг на друга в растительном сообществе не свободна от возражений, тем не менее ее можно принять за исходную для дальнейшей работы в этом направлении.

О взаимоотношениях между организмами в растительном сообществе в последние годы писали и другие авторы (Марков, 1955; Чернобривенко, 1956; Корчагин, 1956; Соколов, 1956, и др.). Если учесть все написанное и сказанное по интересующему нас вопросу, можно будет установить, что влияние доминантов сообщества на виды второстепенные лишь очень редко имеет характер коакций контактных. Как правило, это влияние идет по линии коакций трансабиотических и, отчасти, трансбиотических (через микроорганизмы), причем отделить первые от последних во многих случаях не представляется возможным. В самом деле, как можно отделить воздействие высших растений друг на друга через мертвые остатки от воздействия через микроорганизмы, разрушающие эти мертвые остатки? Точно так же совершенно невозможно отделить влияние растений друг на друга через конкуренцию из-за средств жизни от воздействия через сближение (затенение, изменение водного режима и пр.), когда и свет, и вода являются в то же время и средствами жизни для растений. Правильнее было бы расположить пути влияния доминирующих видов-эдификаторов сообщества на виды второстепенные-ассектаторы в следующем порядке, по степени их выраженности и эффективности (в отношении влияния доминантов на другие компоненты сообщества):

I. Влияние доминантов на другие виды через почву.
1. Изменение физических свойств почвы (механического состава, структурности, скважности капиллярной и некапиллярной, плотности и окраски почвы), влекущее за собой изменения теплового, воздушного и водного режимов почвы, а вслед за этим и изменения биологические и химические.
2. Непосредственное влияние на водный режим и аэрацию почвы (иссушение почвы, изменение количества и состава почвенного воздуха).
3. Изменение химических свойств почвы через изменение ее солевого режима (извлечение из почвы солей), вслед за чем могут изменяться биологические и физические свойства почвы.
4. Изменение химических свойств почвы через корневые выделения (включая сюда и изменение pH почвенного раствора), что может быть связано также с изменением физических и биологических свойств почвы.

Воздействие доминантов на другие виды через почву осуществляется как через мертвые остатки, так и непосредственно через корни (механическое и химическое воздействия), причем в обоих случаях при этом активную роль играют почвенные микроорганизмы, участвующие в разрушении мертвых остатков, и микроорганизмы ризосферы корней растений-доминантов.

II. Влияние доминантов на другие виды через фитоклимат.
1. Изменение доминантами степени напряженности климатогенных факторов (затенение и изменение качества света, понижение [или повышение] температуры воздуха, понижение скорости ветра и т. д.).
2. Изменение газового состава воздуха через выделение летучих веществ надземными частями доминантов.
3. Изменение газового состава приземного слоя воздуха через изменение доминантами сообщества активности жизнедеятельности почвенных микроорганизмов (дыхание почвы!).

III. Механическое влияние доминантов на другие компоненты сообщества не только путем непосредственного давления на них, но и через листовой отпад, нередко покрывающий почву сплошным прочным слоем, исключающим возможность семенного, реже вегетативного размножения других видов.
IV. Влияние доминирующих видов на другие компоненты сообщества через животные организмы.

Указанные нами пути влияния доминантов на другие виды сообщества изучены нашими геоботаниками далеко не в равной мере. В настоящее время лучше всего изучено влияние отдельных видов растений на элементы фитоклимата. Значительно меньше добыто данных, характеризующих влияние отдельных видов растений на эдафогенные факторы, несмотря на то, что растительный покров является ведущим фактором почвообразования. Еще меньше сведений мы имеем относительно влияния растений друг на друга через корневые выделения, летучие выделения надземными частями растений и через микронаселение ризосферы. Наконец, в литературе почти нет указаний относительно влияния доминантов на другие виды растений через животных.

Знание путей влияния доминантов на виды второстепенные позволяет нам подойти к решению вопроса о внешних признаках доминирования. Этими признаками, очевидно, будет не число экземпляров на единице площади, а проективное покрытие растений, общая масса продуцируемого растением органического вещества как над, так и под землей, активность выделяемых растениями веществ в отношении влияния их на другие виды растений и, наконец, активность микроорганизмов ризосферы в отношении влияния их на ризосферу других растений.

Значение проективного покрытия растений при определении их доминантности вытекает из того, что от этого покрытия в значительной степени зависят размеры влияния вида на элементы фитоклимата. Чем больше проективное покрытие растения, тем сильнее оно затеняет почву, понижает температуру воздуха (и почвы!) в полдень и повышает ее в момент наиболее сильного лучеиспускания рано утром и т. д.

Говоря о фитоклимате посевов сельскохозяйственных растений, С. А. Сапожникова (1950) отмечает, что фитоклимат посевов находится в непосредственной зависимости от самих растений: общего веса зеленой массы на единицу площади, степени сомкнутости и формы листовой поверхности и транспирационного коэффициента, т. е. от всего того, что определяет проникновение солнечных лучей в глубину травостоя, турбулентный обмен, расход тепла на испарение. От размеров органической массы, производимой растением, особенно сильно зависит количество веществ, попадающих в почву после отмирания растений, а также, в большинстве случаев, степень влияния растений на водный, воздушный и солевой режимы почвы, на водный режим атмосферы и ее газовый состав. Немалое значение при установлении доминантности растений в сообществе может иметь характер распределения надземных и, особенно, подземных частей растения в пространстве. Сильное развитие корневых систем ковылей в поверхностных слоях почвы определяет степень выраженности в травостое не только растений-ингредиентов, но и многих видов, относимых Пачоским к числу компонентов, несмотря на то, что, по свидетельству Г. И. Поплавской, расстояние между дерновинами ковылей может достигать 20 и даже 30 см.

Влияние веществ, выделяемых надземными и подземными частями растений, как фактор, определяющий в какой-то мере их доминантность, изучено исключительно мало, и тем не менее ясно, что в тех случаях, когда эти вещества имеют резко специфический характер и обладают способностью оказывать сильное влияние на другие растения (или непосредственно, или через элементы фитоклимата и почвы), растение

может стать доминантом сообщества даже при относительно меньшем числе экземпляров по сравнению с растениями, не выделяющими столь активных веществ.

При рассмотрении доминантов растительного сообщества можно легко установить, что число их в разных сообществах бывает не одинаково, причем в том случае, когда этих доминантов несколько, значимость их в жизни сообщества обычно также не одинакова. Число доминантов в растительных сообществах может варьировать очень сильно, в пределах от одного до очень многих. Первое мы наблюдаем не только в сообществах, имеющих характер зарослей одного вида, но и во многих других сообществах, преимущественно травянистых. Среди луговых сообществ можно одновременно встретить немало и таких, число доминантов которых может быть настолько значительным, что исследователь вынужден отказаться от наименования их по доминирующим видам и перейти к таким, по существу неправильным наименованиям, как Magnoherbetum, Varioherbetum и т. д. В лесных сообществах умеренной зоны число доминантов в древесных ярусах, как правило, ограничено, но в травянистых ярусах этих сообществ далеко не всегда бывает просто установить, какие виды являются доминантами (например, в Piceetum fontinale). Во влажнотропических лесах в древесных ярусах число доминантов, наоборот, настолько велико, что, по словам В. Н. Сукачева, приходится ставить вопрос о ревизии нашего представления об объеме основной единицы растительного покрова — ассоциации. Все это заставляет нас обратиться к рассмотрению причин, лежащих в основе доминирования, причем решать этот вопрос следует не формально, а по существу, в историческом аспекте, с учетом значимости отдельных доминантов в жизни сообщества. Решение вопроса о причинах, определяющих видовой состав доминантов, было намечено нами еще в 1955 г. в связи с изучением растительных сообществ пойм, так как без этого нельзя было понять чрезвычайную изменчивость луговых ассоциаций как в пространстве, так и во времени (в течение одного сезона и по годам; Марков, 1955). И нам кажется, что не случайно Л. Г. Раменский, принадлежавший к числу наиболее крупных советских геоботаников, на основе изучения луговых сообществ пришел даже к отрицанию самого факта существования в природе хорошо отграниченных единиц растительного покрова — ассоциаций.

Для решения вопроса о доминантах растительного сообщества необходимо внимательно рассмотреть весь процесс становления растительного сообщества, взяв при этом наиболее простой случай — формирование растительного покрова на свободной от растений площади. Эта площадь, независимо от путей ее возникновения, будет характеризоваться определенными климатическими и почвенными условиями, с которыми придется иметь дело всем организмам, зачатки которых будут занесены на эту площадь тем или иным путем. Ту совокупность условий, которая имеет место на площади до поселения на ней каких-либо растений, мы называем, по отношению к данным растениям, условиями местоположения. Именно эти условия и должен будет осваивать проникающий на площадь организм. Название «условия местоположения» не может считаться удачным, и его целесообразно заменить другим, но существо должно быть сохранено: необходимо различать условия, существующие на данной площади до поселения данного вида растений, и те условия, которые создадутся на этой площади после его поселения. Отсюда следует, что при внедрении в состав растительного сообщества нового компонента, условия местообитания этого сообщества по отношению к новому компоненту будут играть роль условий местоположения, которые он должен будет осваивать, так как без этого не сможет удержаться в сообществе. Только такая постановка вопроса может позволить

нам выяснить средообразующую роль отдельных видов и тем самым установить их фитоценотическую значимость в формировании растительного сообщества.

Естественно, что при заносе на свободную от растений площадь зачатков растений, далеко не все они могут нормально развиться здесь во взрослое растение и обеспечить себя потомством, без чего невозможно закрепление растения на данной площади. Растения, закрепившиеся на площади, первое время будут далеко отстоять друг от друга и влиять друг на друга не будут: они будут развиваться исключительно под влиянием условий местоположения, претерпевающих при этом известные изменения. Эти изменения можно будет обнаружить в непосредственном соседстве с закрепившимися на площади растениями, которые будут создавать известное затенение поверхности почвы, изменять условия влажности и тепловые условия в приземном слое воздуха и в почве, изменять скорость движения воздуха и его состав, изменять питательный режим почвы в непосредственном соседстве с корнями и т. д. Иными словами, в непосредственном соседстве с растением условия местоположения окажутся переработанными в условия внешней среды этого растения, причем размеры сферы влияния растения на местоположение территории будут определяться, в первую очередь, особенностями самого растения.

До тех пор, пока первые растения, поселившиеся на площади, располагаются далеко друг от друга, переработка условий местоположения в условия внешней среды растений будет происходить на территории в непосредственном соседстве с растениями. Но с течением времени, в связи с непрекращающимся заносом зачатков, количество поселенцев будет возрастать и наступит момент, когда этой переработкой будет захвачено местоположение всей площади. Мало этого, наступит момент, когда сфера влияния на местоположение одного растения наляжет на сферу влияния другого растения и когда одно растение по отношению к другому сделается фактором среды. Теперь между разными видами растений развертывается ожесточенная борьба за место, свет, тепло, воду, пищу. Эта борьба за существование между растениями резко изменит положение вещей: те виды растений, для которых условия местоположения были недостаточно благоприятны, отомрут, уступив место видам, для развития и размножения которых условия местоположения окажутся более благоприятными. В результате на площади возникает растительная группировка вполне определенного видового состава, и случайность в подборе поселенцев исчезает. Возникновение борьбы за существование между растениями, захватившими территорию, является переломным моментом в развитии растительного покрова на данной территории: с этого момента «открытая растительная группировка» переходит в «закрытую растительную группировку» или, иначе, «фитоценоз». Для открытой растительной группировки характерно отсутствие взаимного влияния растений друг на друга, для фитоценоза же взаимное влияние растений друг на друга обязательно.

Возникновение фитоценоза будет связано с полной переделкой «местоположения» во внутреннюю среду фитоценоза, его «местообитание». Каждый организм, входящий в состав фитоценоза, вносит с собой те или иные изменения в условия местообитания, однако роль в создании местообитания фитоценоза у разных видов растений, входящих в фитоценоз, далеко не одинакова. Это обусловлено прежде всего тем, что условия местоположения, связанные с территорией как таковой (климат, почва), не для всех растений, закрепившихся на этой территории, будут одинаково благоприятны. Мало этого, растения, закрепившиеся на территории, могут быть неодинаково биологически сильными. Они будут неодинаково

сильно воздействовать на условия местоположения и неодинаково энергично размножаться в этих условиях. Первое обстоятельство в значительной степени может быть связано с общим развитием растения: его высотой, массой, проективным покрытием, степенью развития его корневой системы и т. д. В результате окажется, что те растения, для которых условия местоположения территории будут особенно благоприятными (как в отношении их индивидуального развития, так и в отношении размножения), будут играть ведущую роль в создании местообитания фитоценоза, тогда как другие виды, биологически менее сильные, отойдут на второй план, и роль каждого из них в создании местообитания фитоценоза будет незначительна. Первые виды и будут основными доминантами фитоценоза, наиболее полно отражающими в себе условия местоположения территории.

Процесс заноса зачатков растений на площадь со стороны будет продолжаться, но теперь их развитие и закрепление на площади будет происходить уже не в условиях местоположения, а в условиях местообитания, возникшего на площади фитоценоза, в частности в тех условиях, которые созданы на площади доминантами фитоценоза. И если раньше условия местоположения территории определяли, какие виды выживут и закрепятся на площади, то теперь определяющим моментом будут, прежде всего, условия, созданные на площади доминантами. В результате может оказаться, что некоторые виды растений, которые раньше не могли поселиться на площади, так как условия местоположения были для них неблагоприятны, теперь найдут для себя хорошие условия. Доминирующие растения создают на площади условия (климатические и почвенные) благоприятные для ряда видов, которые и войдут в состав фитоценоза в качестве новых его компонентов.[1] Новые компоненты фитоценоза в свою очередь внесут изменения в условия местообитания фитоценоза, созданного его доминантами, и на фоне этого местообитания вычленится местообитание вошедшей в состав фитоценоза новой группы видов. В результате местообитание фитоценоза, как целого, будет состоять уже из двух комплексов условий, которые условно можно назвать микроместообитаниями (зоологи называют их нишами). Среди группы видов, вошедших в состав фитоценоза, в свою очередь можно выделить виды, играющие ведущую роль в создании нового микроместообитания, и виды, играющие в этом процессе незначительную роль. Первые виды мы назовем содоминантами, спутниками основных доминантов фитоценоза. Содоминанты отражают в себе те условия, которые были созданы на площади доминантами.

Но на этом процесс развития фитоценоза не останавливается. Условия, созданные на площади содоминантами, привлекут в состав фитоценоза новую группу видов, среди которых можно будет выделить содоминанты второго порядка и виды второстепенные. Процесс формирования фитоценоза будет продолжаться до тех пор, пока в фитоценозе не создадутся такие условия, которые не смогут быть освоены какими-либо новыми видами, еще не входящими в состав фитоценоза. Описанный нами процесс формирования фитоценоза может быть изображен следующей схемой:

[1] Не следует думать, что освоение новыми компонентами условий, созданных на площади доминантами (+второстепенные виды), будет однотипным. Для того, чтобы убедиться в этом достаточно вспомнить, что древесные доминанты влажнотропических лесов определяют возможность внедрения в состав этих лесов лиан, растений-эпифитов, гигрофильных растений нижних ярусов и, наконец, растений сапрофитов и паразитов, из которых первые используют органический опад деревьев, а вторые живут на корнях живых деревьев.



Таким образом, в составе фитоценоза мы будем иметь:

1) «доминирующие» виды или «доминанты», доминантность которых определяется условиями местоположения территории;

2) «содоминирующие» виды или «содоминанты» I порядка, обильно входящие в состав фитоценоза благодаря тому, что условия, созданные на территории доминирующими видами, для них особенно благоприятны;

3) «содоминанты» II, III и последующих порядков, обильно входящие в состав фитоценоза благодаря тому, что условия, созданные на фоне местообитания фитоценоза содоминантами I, II и последующих порядков для них особенно благоприятны;

4) второстепенные виды (I, II, III и последующих порядков).

Приведенная нами схема лишь в незначительной степени отражает процесс онтогенетического развития фитоценоза в природе, однако и она может быть полезной при выяснении доминантности видов в нем и тех причин, которые эту доминантность обусловливают. Не следует думать, что процесс внедрения в фитоценоз новых видов идет бесконечно. Очень часто он останавливается уже на первой ступени, и тогда в составе фитоценоза мы будем иметь только доминанты и второстепенные виды (например, в случае Phalaridetum purum, Caricetum gracilis purum и т. д.). Дальше этот процесс идет в таких сообществах, как Pinetum cladinosum, в составе которого мы имеем основной доминант (сосна), содоминанты I порядка (лишайники) и второстепенные виды. Еще сложнее сообщество Pinetum myrtilloso-pleuroziosum, в котором, кроме основного доминанта — сосны, мы имеем содоминант I порядка — мох *Pleurozium* (=*Entodon*) *schreberi*, содоминант II порядка — чернику и второстепенные виды. Пример влажнотропических лесов говорит нам о том, что могут быть и более сложные по своему составу фитоценозы.

От чего же зависит степень фитоценотической дифференциации сообщества? Нетрудно догадаться, что она зависит прежде всего от экологического объема тех микроместообитаний, которые вычленяются на фоне местообитания фитоценоза как целого под влиянием доминантов, содоминантов I порядка, содоминантов II порядка и т. д. Очевидно,

что если местообитание доминантов, созданное ими на базе условий местоположения территории, будет иметь узкий экологический объем, то первая группа новых видов, вошедших в состав фитоценоза, будет численно мала, причем содоминанты в этой группе или совершенно будут отсутствовать, или будут представлены ничтожным числом специализированных по отношению к доминантам видов. Наоборот, если местообитание доминантов будет иметь широкий экологический объем, то тогда в состав фитоценоза может войти многочисленная группа новых компонентов, среди которых выделится значительная по числу видов группа содоминантов I порядка, которые на основе местообитания доминантов создадут свое микроместообитание (=нишу). То же самое можно сказать и относительно содоминантов II порядка, осваивающих микроместообитание содоминантов I порядка и создающих на основе его свое микроместообитание, свою нишу и т. д.

Может иметь место и такой случай, когда вновь возникающее внутри местообитания фитоценоза как целого микроместообитание не будет освоено какими-либо новыми видами или вследствие крайне суженного его экологического объема, или вследствие отсутствия на данной территории видов, которые могли бы это микроместообитание освоить. В этом случае процесс усложнения фитоценоза, очевидно, прекращается. Этот случай одновременно наталкивает нас на мысль о том, что сложность фитоценоза в отношении фитоценотических (и экологических) групп очень сильно зависит от того отрезка времени, в течение которого происходит формирование данного фитоценоза как сожительства видов со своим особым внутренним строем (видовым составом, структурой, количественными отношениями между компонентами и т. д.).

В процессе смен фитоценозов как эндогенных, так и экзогенных, условия местоположения (и, прежде всего, почвенные условия) той площади, с которой связан фитоценоз, могут изменяться настолько, что прежние доминанты уже не останутся таковыми и уступят свое место другим доминантам, которые до сих пор были или среди содоминантов сообщества, или даже среди второстепенных видов. Очевидно, что смена доминантов фитоценоза повлечет за собой смену содоминантов первого и других порядков только в том случае, когда местообитание, созданное новыми доминантами, будет значительно отличаться от местообитания прежних доминантов, в противном же случае изменения можно будет наблюдать только среди второстепенных видов. Так, в том случае, когда Pinetum myrtilloso-pleuroziosum сменится сначала Piceeto-Pinetum myrtilloso-pleuroziosum, а затем и Piceetum myrtilloso-pleuroziosum, содоминанты I и II порядков остаются одними и теми же, и только второстепенные виды покажут нам, что смена доминантов (сосны елью) произошла. Наоборот, в том случае, когда происходит зарастание луга лесом, приходящие на место травянистых доминантов древесные доминанты резко изменят как фитоклимат, так и почву сообщества, что вызовет столь же резкое изменение видового состава как содоминантов, так и второстепенных видов, причем с течением времени прежние компоненты сообщества, в том числе доминанты и содоминанты его, могут полностью выпасть из состава вновь возникшего фитоценоза.

Если теперь учесть, что все фитоценозы земного шара представляют собою лишь определенный этап в развитии растительного покрова на той или иной площади, то для нас станет ясным, что предложенная нами раньше схема фитоценотического строения фитоценоза должна быть значительно усложнена, и в сообществе рядом с основными доминантами следует выделять доминанты фитоценоза, предшествующего настоящему, и доминанты фитоценоза, ему последующего в процессе развития растительного покрова.

Сказанное нами о смене доминантов в равной мере касается и содоминантов, которые вместе с доминантами принимают участие в изменении условий местоположения территории, подготовляя тем самым себе свою собственную смену. Нередки случаи, когда смена сообществ захватывает сначала их содоминанты, а уже затем дело доходит и до доминантов. Это мы наблюдаем при смене Pinetum myrtilloso-pleuroziosum → Pinetum polytrichosum в процессе заболачивания соснового леса.

Наконец, если мы учтем разного рода антропогенные и зоогенные влияния, вводящие в состав фитоценоза новые компоненты, приобретающие иногда характер дегрессивных доминантов (эдификаторов по В. Н. Сукачеву и Г. И. Поплавской), дегрессивных содоминантов и второстепенных видов, то для нас сделается понятной та пестрота видового состава некоторых растительных сообществ, которая нас так часто поражает.

Объем настоящей статьи не позволяет мне остановиться на той роли, которую играют доминанты и содоминанты растительного сообщества в определении: устойчивости ее видового состава, наличия постоянных и верных видов, количественных отношений между видами, ярусного сложения и смены аспектов, погодной изменчивости и, наконец, резкости или расплывчатости границ в месте контакта с соседними фитоценозами. Для нас представляется несомненным, что разрабатываемые советскими геоботаниками идеи о доминантах, содоминантах и второстепенных видах растительного сообщества представляют существенный вклад в науку о растительном покрове.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в основных зонах. В кн.: Т. Вальтер — В. Алехин. Основы ботанической географии.— Высоцкий Г. Н. (1915). «Ергеня». Тр. Бюро по прикл. бот., *8*, 10.— Гордягин А. Я. (1922). Растительность Татарской республики. Сб. «Географическое описание ТАССР».— Корчагин А. А. (1956). К вопросу о характеристике взаимоотношений растений в сообществе. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения».— Марков М. В. (1955). Вопрос о взаимоотношениях между растительными организмами, входящими в состав растительного сообщества. Бот. журн., 2.— Марков М. В. (1956). Роль В. Н. Сукачева в развитии стационарных геоботанических исследований. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения».— Марков М. В. и др. (1955). Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Уч. зап. Казанск. унив., *115*, 1.— Никитин С. А. (1956). М. В. Марков и др. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР, I. Бот. журн., 10.— Пачоский И. (1910). Современные задачи изучения растительного покрова. Зап. Общ. сельск. хоз. южн. России, *80*.— Поплавская Г. И. (1924). Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной степи Аскания-Нова. Журн. Русск. бот. общ., *9*.— Сапожникова С. А. (1950). Микроклимат и местный климат.— Соколов С. Я. (1956). Типы борьбы за существование среди растений. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения».— Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию).— Сукачев В. Н. (1956). О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. Бот. журн., 4.— Чернобривенко С. И. (1956). Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах.— Scamoni A. (1955). Einführung in die Praktische Vegetationskunde. — Weaver a. Clements. (1929). Plant ecology.

Казанский государственный университет
им. В. И. Ульянова-Ленина.

ON THE CONCEPT OF DOMINANTS OF PLANT COMMUNITIES IN THE WORKS OF SOVIET GEOBOTANISTS

By M. V. Markov

SUMMARY

The term «association dominants», introduced into the Soviet geobotanical literature by A. J. Gordyagin in 1922, is discussed and the analogous terms, used in the works of Soviet geobotanists, are reviewed.

The author suggests a new mechanism, by means of which the dominant species exert their influence upon the other components of a plant community. The process of formation of plant communities is analyzed, as well as the changes in the phytocoenological significance of different species in the course of the development of plant communities.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Т. А. Работнов

К МЕТОДИКЕ СОСТАВЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ

Вводные замечания

Давно известно, что по растительности можно судить о химическом и механическом составе и плодородии почв, увлажнении и пр. Индикаторные свойства растений и растительности широко используются в сельском хозяйстве при освоении новых земель под пашню и под кормовые угодья; они также нашли применение в гидрологических и геологических исследованиях.

Литература о растениях-индикаторах обширна. История вопроса и далеко неполные списки литературных источников приведены в работах Клементса (Clements, 1920), Линстова (Linstow, в 1929 г.), Мевиуса (Mevius, 1931), Самнсона (Sampson, 1939), Викторова (1955) и др.

В прошлом большое значение придавали отдельным видам-индикаторам. В дальнейшем было установлено, что, лишь используя группы видов или даже все виды, произрастающие в данном месте, можно руководствуясь ими, достаточно точно определить условия их произрастания.

В настоящее время накоплен большой материал по экологической характеристике многих видов растений. Опытный исследователь, изучив растительность соответствующего участка или ознакомившись с правильно сделанным описанием растительности, может определить, конечно в грубых показателях, увлажнение, засоленность, реакцию, богатство почвы и пр. Нужен однако метод, пользуясь которым любой мог бы, судя по растительности, достаточно точно определить условия ее произрастания. Необходимость в создании такого метода ощущается многими. Об этом можно судить по тому, что за последнее время учеными ряда стран (СССР, Германия, Австрия, Израиль, Норвегия, Канада) предприняты попытки к разработке соответствующей методики (Раменский, 1929, 1938; Раменский и др., 1956; Ellenberg, 1952; Lothe, 1953; Boyko, 1955; Wagner, 1955; Rowe, 1956).

При работе любым методом необходимо предварительно обобщить имеющиеся для данного района сведения по экологическим свойствам растений. В результате таких обобщений либо устанавливаются группы видов, отличающиеся по их отношению к тому или иному экологическому фактору, либо составляются экологические шкалы. Первое направление давно используется при изучении растительности и, в частности, лугов.[1]

Еще Унгер (Unger, 1832,— цит. по: Mevius, 1931) выделил три группы растений: положительно реагирующие на соответствующий фактор, отрицательно реагирующие, индифферентные. В дальнейшем многие исследователи дали более детальное расчленение растений на группы по их отношению к отдельным факторам.

Так Штеблер и Шретер (Stebler u. Schroeter, 1887) при изучении горных лугов Швейцарии, выделили пять групп растений по их отношению к удобрению. Браунгарт (Braungart, 1899) опубликовал обширный список луговых растений с указанием их отношения к увлажнению. Штеблер и Фолькарт (Stebler u. Volcart, 1905) разбили изученные ими луговые растения на пять групп по их отношению к свету. Каяндер (Cajander, 1909) охарактеризовал таким же путем большое число видов растений по их отношению к отложению наилка (седиментации) и к богатству почвы известью. Подобные материалы содержатся во многих работах, и в настоящее время публикуются

[1] Способы составления экологических шкал будут рассмотрены в дальнейшем лишь применительно к изучению лугов.

все новые и новые данные. Они представляют большую ценность, характеризуя экологические свойства многих видов растений применительно к отдельным районам и могут быть использованы для определения, по описаниям растительности, условий произрастания. Примером может служить работа Элленберга (Ellenberg, 1952). В ней по шестибалльной системе охарактеризовано 363 вида растений по их отношению к свету, теплу, влажности, реакции почвы, обеспеченности азотом. Первые пять баллов (от 1 до 5) характеризуют различное отношение (в порядке возрастающей потребности) к соответствующему фактору (например, виды очень сухих почв — балл 1, сухих — балл 2, свежих — 3, влажных — 4, сырых — 5). В шестую группу (балл 6) включены виды, относящиеся индифферентно к данному фактору.[1]

Имея описание растительности с указанием процента участия отдельных видов в составе травостоя, т. е. данные об относительном обилии видов, можно, пользуясь таблицами Элленберга, определить по составу растительности увлажнение, реакцию почвы, обеспеченность азотом, светом и теплом. Само определение проводят следующим образом: выясняют процентное участие видов, относящихся к определенным экологическим группам, за исключением индифферентных видов, для каждой группы процент участия помножают на числовой показатель группы, суммируют получившиеся числа и делят на общее процентное участие видов, включенных в определение. Приведем пример определения уровня обеспеченности азотом. Выяснилось из списка растений, что на лугу произрастают растения, составляющие четыре экологических группы по их отношению к азоту — 2, 3, 4 и 6, т. е. группа растений индифферентных к азоту. Процентное участие первых трех групп было: 2 гр.— 47%, 3 гр. — 13%, 4 гр.— 17% (всего 77%). При умножении индексов (числовых показателей групп) на их процентное участие получаем: по 94 (2×47)+39 (3×13)+68 (4×17)=201. При делении на цифру общего процентного участия растений этих групп, т. е. на 77, получаем 201 : 77=2.6. Цифра 2.6 характеризует степень обеспеченности азотом изученного луга. Таким образом, в определении условий произрастания участвует бо́льшая часть видов (вне зависимости от их участия в травостоях), все виды, кроме индифферентных к данному фактору, но при определении каждого отдельного условия (фактора) произрастания (света, тепла, реакции pH и пр.) используются различные группы видов. Решающее значение при этом имеют наиболее обильные виды, так как индикаторное значение вида прямо пропорционально его относительному обилию.

Метод Элленберга прост, но его нельзя признать достаточно точным по следующим соображениям:

1) остается неясным, насколько обосновано отнесение видов растений к отдельным экологическим группам; Элленберг, правда, использовал данные многочисленных экологических исследований и результаты своих наблюдений, но все же это далеко от вполне объективного метода экологической группировки видов растений; 2) поскольку по методу Элленберга условия произрастания определяются в результате арифметических действий, в том числе умножения на индексы экологических групп, то это должно предполагать одинаковые градации увеличения выраженности фактора при переходе от одной группы к другой; вряд ли в настоящее время можно располагать достаточными данными для выделения таких групп.[2]

Несмотря на недостаточную научную обоснованность метода Элленберга (в частности небольшое число градаций — 5 по каждому фактору), следует признать его пригодным для приближенного определения условий произрастания. Этим методом, конечно, можно пользоваться лишь в районах, для которых составлены шкалы Элленберга.[3]

Более совершенной формой характеристики отношения отдельных видов растений к условиям произрастания следует признать экологические шкалы. Их можно наиболее просто и точно составить на основе многочисленных описаний растительности на участках, которые точно охарактеризованы в отношении условий произрастания. Такой материал группируется по градациям выраженности соответствующего экологического фактора (например, при изучении влияния реакции почвы, через 0.5 pH: от 4.1 до 4.5; от 4.6 до 5.0 и т. д.). Для каждой градации вычисляется среднее обилие (или встречаемость) отдельных видов и наблюдаемые отклонения. Начиная с работы Ольсена (Olsen, в 1923 г.) было составлено с использованием этого метода большое число

[1] Группы видов, относящиеся индифферентно к соответствующим экологическим факторам, выделяют и другие исследователи (Stebler u. Schroeter, 1887; Stehler u. Volcart, 1905; Cajander, 1909, и др.).

[2] Еще менее обосновано установление резко различных множителей для отдельных групп растений. Так, Рау (Rowe, 1956), не имея к тому достаточных оснований, устанавливает следующие множители: для растений очень сухих и сухих почв — 1, для свежих почв — 2, для влажных почв — 4, для сырых почв — 8, для мокрых — 16.

[3] Он уже применяется в Западной Европе в практике геоботанических исследований лугов (Speidel u. Senden, 1954,— цит. по реф. в Landwirtschaftliches Centralbl. . ., 1957, 3).

шкал применительно к отдельным районам; была получена характеристика большого числа видов растений по их отношению к реакции pH верхних горизонтов почвы. Ольсеном впервые была показана возможность использования экологических шкал для определения условий произрастания (в данном случае для определения реакции почвы) по описаниям растительности. Такой способ составления шкал пригоден лишь при изучении экологических факторов, выраженность которых можно легко и достаточно точно определить и которые, к тому же, мало меняются по вегетационному сезону. В большинстве же случаев количественная характеристика экологических факторов бывает сопряжена с большой затратой труда, средств и времени. В ряде случаев, в связи с неоднородностью среды и ее изменчивостью по сезонам и сложностью проявления самих факторов, не представляется возможным количественно их охарактеризовать в сравнимых величинах. В связи с этим большую ценность представляет методика составления экологических шкал, разработанная Л. Г. Раменским (1929, 1938, 1956), основанная на выделении функциональных и элективных средних. Теоретически эта методика достаточно обоснована; разработка ее несомненно является крупным достижением советской геоботаники.

Важно отметить, что Л. Г. Раменским и его сотрудниками хорошо разработаны приемы составления шкал и пользования ими для целей определения по растительности условий произрастания.

Ценность экологических шкал, составляемых по методу Л. Г. Раменского, несомненно зависит от качества материала, используемого для их составления.

Сбор материала для составления экологических шкал

При сборе материала необходимо пользоваться достаточно точными количественными методами определения обилия.[1]

Численность особей и побегов, проективное обилие, площадь оснований, вес растений находятся в тесной зависимости от условий произрастания. Следовательно, определение обилия на основе количественного учета любого из перечисленных показателей допустимо при сборе материала для составления экологических шкал. Необходимо, однако, учитывать, что проективное обилие, вес и численность побегов характеризуются большой динамичностью на протяжении вегетационного сезона и от года к году. Менее изменяются число взрослых особей и площадь оснований, но определение их на значительных площадях сопряжено с большими затратами труда. Кроме того, эти методы мало пригодны для изучения некоторых типов ценозов и для определения обилия многих видов.

При маршрутных исследованиях, более совершенным по сравнению с другими глазомерными методами, следует признать проективный учет. При использовании его в целях сбора материала для экологических шкал, учитывая изменчивость проекции растений по вегетационному сезону, описания растительности следует проводить лишь в период, когда проективное обилие видов мало меняется, т. е. в течение не более 1—1½ месяцев. Нельзя собирать материал для шкал весной или поздно летом, поскольку проективное покрытие в это время для многих видов будет существенно иным, нежели в период полной вегетации. Особенно важно учитывать это для группировок, в составе которых имеются виды с резко меняющимся обилием по вегетационному сезону, например растения весенней вегетации (такие, как *Ficaria verna*) или весенне-летней вегетации (*Veratrum lobelianum*, *Polygonum bistorta*). Необходимо также пользоваться всеми приемами, разработанными Л. Г. Раменским; для уточнения применения метода следует периодически проверять свой глазомер и не производить описания растительности в утомленном состоянии, когда точность оценки проекции резко снижается.

Нельзя забывать также, что одна и та же проекция листьев у отдельных видов характеризует различную листовую поверхность и, следовательно, имеет различное биологическое значение.[2] Даже в пределах одного и того же вида данные проективного

---

[1] Многими исследователями как в СССР, так и за рубежом, термин «обилие» применяется лишь в узком смысле (в смысле числового обилия). Однако и геоботанике имеется потребность в термине, обозначающем участие видов растений в ценозе безотносительно к методу, которым это участие определяется. Поэтому целесообразно термин «обилие» применять в широком смысле, различая числовое, весовое, проективное обилие и т. д.

[2] Неправильно утверждение Л. Н. Соболева (в 1957 г.), что проективное обилие характеризует площадь фотосинтеза и испарения. На самом же деле проекция дает искаженное представление об этих величинах. Создатель проективного метода Л. Г. Раменский (1937) считал, что проективное обилие дает приближенное представление лишь о площади светопользования. В действительности проекция листьев характеризует лишь площадь пользования прямым солнечным светом, если нет перекрытия листьев. Площадь же пользования отраженным светом равна всей поверхности листьев.

обилия нередко бывают не сравнимы, поскольку в зависимости от условий произрастания, например от густоты травостоев, положение листовых пластинок может существенно изменяться. По-видимому, более обоснованные данные для составления экологических шкал можно получить, применяя метод Раункьера при условии закладки большого числа (50—100) учетных площадок. Сама встречаемость при достаточно равномерном распределении растений характеризует обилие растений, и возможность учета ее для составления экологических шкал показана Ольсеном (Olsen, в 1923 г.). Если же на учетных площадках не только отмечается присутствие видов, но и определяется обилие (проективное, числовое), что на небольших площадках можно провести достаточно точно, то, без сомнения, будет получено более объективное представление об обилии растений, нежели при проективном учете. Это, однако, сопряжено с большей затратой труда.

Для составления экологических шкал нужно использовать лишь материалы, полученные с применением одной и той же методики. Не следует при этом пользоваться материалом, разнородным в отношении методики учета (например, полученным по Друде и по Раменскому), это несомненно отразится на качестве шкал.

Необходимо также иметь в виду, что обилие растений — явление сложное. Одно и то же обилие (проективное, числовое, весовое) может означать разное состояние растений. Одинаковая проекция или вес в одних случаях создаются немногими пышно развитыми особями, а в других — большим числом слабо развитых или даже угнетенных растений. Особи одинаковых по численности популяций могут существенно отличаться по жизненному состоянию. Одна и та же проекция, даже при равном числе особей или побегов, может быть свойственна растениям различной высоты и урожайности. Не отличаясь по обилию, растения в одном месте образуют генеративные побеги, а в другом пребывают в вегетативном состоянии.

Нередко жизненное состояние растений имеет большее индикаторное значение, нежели их обилие. Однако введение в экологические шкалы, помимо обилия, дополнительного показателя — жизненного состояния растений, очень осложнит составление шкал и пользование ими. Поэтому важно обеспечить относительную однородность материала, используемого для составления экологических шкал, в отношении жизненного состояния растений. В частности, не следует использовать для этой цели описания растительных группировок, в состав которых входят в значительном обилии виды, популяции которых состоят из большего числа угнетенных особей.

При определении условий произрастания по растительности необходимо также иметь в виду, что состав растительных группировок и обилие их компонентов зависят не только от характера экотопа, но и от режима зачатков, воздействий человека, влияния растений друг на друга, а также от истории ценоза и условий произрастания в предыдущий или в предыдущие годы.

Часто при изучении состава растительности недоучитывается значение режима зачатков. Между тем во многих ценозах, в особенности на лугах, где травостои ежегодно скашиваются или стравливаются, этот фактор имеет большое значение. Некоторые виды не входят в состав соответствующих ценозов не потому, что не могут произрастать в данных условиях, а в результате отсутствия заноса зачатков или невозможности обсеменения при существующей форме и сроках использования. Это относится главным образом к видам, размножающимся лишь семенами, в особенности к монокарпичным и недолговечным поликарпичным. Нередко отсутствие некоторых видов в ценозах бывает обусловлено отмиранием их в прошлом в результате очередной метеорологической аномалии или размножения грызунов с последующим отсутствием заноса зачатков. В некоторых случаях из-за отсутствия заноса зачатков новых видов растительность меняется мало, хотя условия ее произрастания существенно изменились.

Таким образом, отсутствие соответствующих компонентов в ценозах часто нельзя использовать как признак соответствующих условий произрастания.[1] Не ясно, отражается ли флористическая неполночленность растительных группировок на возможности определения по их составу условий произрастания. Целесообразно все же не пользоваться для составления экологических шкал описаниями явно флористически неполночленных группировок (например, растительность изолированных лесных полян).

Существенное значение в определении состава и обилия компонентов ценозов имеет влияние отдельных видов друг на друга. Отсутствие или малое обилие вида часто определяется не тем, что условия экотопа для него неблагоприятны, а произрастанием совместно с ним других видов, более приспособленных к данным условиям или вредно влияющих на данный вид в том или ином отношении. Это хорошо понимал Л. Г. Раменский. Однако он считал, что, несмотря на воздействие друг на друга при совместном произрастании, виды все же закономерно распределяются в зависимости

[1] Отсутствие некоторых видов может быть мнимым, поскольку при маршрутных исследованиях не исключена возможность пропуска малообильных видов растений.

от основных экологических факторов (влажности, реакции почвы и пр.), и потому вначале можно и нужно установить зависимость распределения видов от экологических факторов, проследить, как она наблюдается в природе при совместном произрастании многих видов, а затем уже выяснить, как изменяется отношение растений к среде в результате воздействия их друг на друга. Такая постановка вопроса вполне допустима, в особенности если учесть, что воздействие видов друг на друга на лугах в основном сказывается через изменение доступности питательных веществ и влаги, через изменение условий освещения и пр.

Имеются, однако, виды, которые воздействуют на другие растения, не через среду, а непосредственно, например паразитные растения. Увеличение их численности всегда сопровождается снижением обилия и жизненного состояния других (нередко многих) компонентов. Поэтому для составления экологических шкал нельзя использовать описания растительных группировок, в составе которых много паразитных и полупаразитных растений, например погремков, очанок и пр. Аналогично могут действовать виды, подавляющие другие растения своими выделениями из подземных или надземных органов.

Отдельные ценозы неравнозначны по длительности существования и по соответствию условиям произрастания. Наиболее полно отражают условия среды длительно существующие, относительно устойчивые ценозы, состав и обилие компонентов которых являются результатом длительного отбора и взаимного сживания видов (приспособления к совместному произрастанию).

Другие ценозы существуют недолго, характеризуя быстро переходящие условия, создавшиеся в результате каких-либо нарушений (деятельность человека, метеорологические аномалии, размножение грызунов и пр.). В таких группировках нет той пригнанности к местообитанию, как в длительно существующих ценозах. Преобладающие виды доминируют лишь потому, что отмерли другие, менее конкурентноспособные: состав и обилие компонентов характеризуют здесь не столько условия произрастания, сколько нарушения, которые произошли в предшествующий год (или в предшествующие годы). Такая растительность менее точно отражает условия произрастания. Следовательно, для составления шкал лучше всего не пользоваться описаниями растительности нарушенных или кратко существующих группировок, если не ставится специальная задача составления шкал нарушенности под влиянием тех или иных воздействий.

При использовании описаний относительно устойчивых ценозов следует учитывать, что они отражают: 1) условия произрастания, характерные для данного местообитания, существующие в течение длительного периода времени; 2) условия данного года; 3) условия предыдущего года или предыдущих лет; 4) историю ценоза (наличие лесных растений на лугах, возникших на месте леса, и пр.).

В основу составления экологических шкал должен быть положен материал, по возможности свободный от временных изменений условий произрастания. Не следует проводить сбор материала для шкал в годы, существенно отклоняющиеся от многолетних средних в метеорологическом отношении, по длительности заливания полыми водами и пр., а также в годы, следующие за значительными нарушениями растительности. Если имеются достоверные данные, характеризующие определенный вид (или виды) как реликт, существовавший в прошлом ценозов, то такой вид (или виды) не следует принимать во внимание при составлении экологических шкал и при определении но растительности условий произрастания.

В любом ценозе условия произрастания не однородны для отдельных видов и особей. Это связано с расчлененностью поверхности (наличием микропонижений и микроповышений), с укоренением отдельных видов в почвенных горизонтах, сильно различающихся по влажности, химическому составу и физическим свойствам, с приуроченностью вегетации к отдельным периодам вегетационного сезона и пр. Эта неоднородность в некоторых случаях бывает настолько велика (например, на кочковатом лугу), что список растений в целом не может правильно охарактеризовать условия произрастания. Такие описания не пригодны для составления экологических шкал, что отмечено Л. Г. Раменским (Раменский и др., 1956).

Значительное число видов имеет обширный экологический ареал, и иногда распределение таких видов, в зависимости от некоторых факторов среды, характеризуется двухвершинной кривой. Во многих случаях это обусловливается наличием в пределах вида различных экологических форм (Раменский и др., 1956). Следовательно, экологические шкалы, для повышения их ценности, должны отражать отношение экологически различных форм в пределах видов к факторам среды. В связи с этим крайне важно провести соответствующие наблюдения в природе и собрать гербарный материал.

Следует также отметить, что двувершинность кривых распределения видов, по-видимому, не всегда связана с наличием экологических форм. Так, двувершинность распределения некоторых видов иногда ставится в связь с реакцией почвы, но затем выясняется, что этот фактор не имеет существенного значения для данных видов, а их распределение, в основном, зависит от других факторов, в частности от увлажнения.

Таким образом, при сборе материалов для составления экологических шкал следует учитывать ряд соображений, высказанных выше. Уже при описании растительности нужно решить, можно ли использовать данное описание для составления экологических шкал.

Составление шкал

Можно различать две формы экологических шкал: 1) шкалы, в которых для каждой градации экологического фактора указывается предел обилия (от—до) и среднее обилие (или встречаемость) отдельных видов растений (Olsen, в 1923 г., Смелов и Работнов, 1929, и др.); 2) шкалы, в которых для каждой градации обилия растений даны пределы выраженности экологических факторов (ступени), при которых встречаются отдельные виды (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956).

Различия между этими двумя типами шкал состоят не только в расположении материала, что, конечно, не существенно, но и в том, что в шкалах второго типа — в шкалах Л. Г. Раменского — введена градация проективного обилия растений: массово >8%, обильно 2.5—8%, умеренно 0.3—2.5%, мало 0.1—0.2%, единично.[1]

Индикаторное значение видов меняется в связи с их обилием, но связывать его с заранее установленными границами обилия не следует. Тем более, что, судя по таблицам Л. Г. Раменского, И. А. Цаценкина и др., переход от одной градации к другой связан с изменением (иногда довольно заметным) в значении растений для определения условий произрастания. Введение градаций обилия в экологические шкалы может послужить источником ошибок в определении условий произрастания по растительности, в связи с невозможностью, пользуясь проективным методом (или другими методами), точно определить обилие, а также учитывая изменение обилия по сезону. Между тем ошибка (неизбежная и вполне допустимая) в определении обилия на 0.5—1.0% приводит к отнесению вида в другую градацию обилия и изменяет его значение в определении условий произрастания. Эти недостатки отсутствуют в экологических шкалах первого типа, которыми пользуется Ольсен (Olsen, в 1923 г.); в них для каждой градации фактора указаны пределы обилия видов растений. У шкал, составленных по форме Ольсена, имеются, однако, свои недостатки, по сравнению со шкалами Л. Г. Раменского. Ими менее удобно пользоваться. Для каждого фактора приходится составлять отдельные таблицы (в шкалах Л. Г. Раменского в одной таблице можно показать отношение растений ко многим факторам). Если градаций фактора много, то таблицы будут очень громоздкими, а при очень большом числе ступеней фактора ими практически пользоваться нельзя. Кроме того, при пользовании ими приходится просматривать весь ряд, чтобы определить, в каких градациях факторов встречается растение в данном обилии.

Возникает вопрос, нужно ли в экологические шкалы вводить данные о среднем обилии (встречаемости), как это делает Ольсен (Olsen, в 1923 г.) и др. Несомненно, что такие показатели целесообразно вводить в шкалы, поскольку они дают возможность определить оптимальные условия произрастания видов, а в некоторых случаях установить наличие двух максимумов обилия, чего часто нельзя сделать по шкалам Л. Г. Раменского. Лучше, однако, пользоваться не среднеарифметическими величинами, а медианами: они правильнее отображают закономерности распределения видов в зависимости от экологических факторов.

Здесь уместно также отметить, что экологические шкалы лишний раз подтверждают, что в природе, где обилие растений обусловлено не одним каким-либо фактором, а их комплексом, и помимо того зависит от режима зачатков растений и прочих моментов, в пределах оптимального проявления фактора виды могут встречаться не только массово и обильно, но и в малых количествах, единично или вовсе отсутствовать. В связи с этим изображение изменения обилия растений в зависимости от соответствующих экологических факторов в виде кривых (с нарастанием обилия до определенных пределов и с последующим снижением его) дает неправильное представление о распределении видов в природе.

При применении количественных (в том числе и глазомерных) методов учета обилие можно характеризовать как абсолютными (в граммах на 1 кв. м, в процентах покрытия площади и т. д.), так и относительными (в процентах от общего покрытия, от веса укоса и пр.) цифрами. Процентное содержание видов в травостоях зависит не только от их абсолютного обилия, но и от обилия других видов. При одинаковом весе надземных органов (или числе побегов) в различных ценозах или в одном и том же ценозе в различные годы относительное обилие может быть существенно различным. В то же время оно полнее отражает участие видов в сложении ценозов. При учете

[1] Обоснование этих градаций Л. Г. Раменским не было дано, хотя для целей составления экологических шкал это нужно было сделать. В частности, не ясно, почему выделена столь обширная градация, как «>8%». На лугах нередко встречаются группировки, доминанты которых имеют проективное обилие 20—30% и больше. Несомненно, что растения с обилием свыше 20% характеризуют более узкие условия произрастания, нежели те же виды при их обилии, равном 8%.

проекции в достаточно сомкнутых травостоях, где общее покрытие приближается к 100%, различия между абсолютным и относительным обилием не велики. По-видимому, допустимо составлять шкалы на основе данных как абсолютного, так и относительного обилия.

Пользуясь данными процентного участия видов в травостоях, необходимо принимать во внимание и общее обилие (например, вес на единицу площади). Масса надземных органов сама по себе имеет важное индикаторное значение. В большинстве случаев, особенно при проективном учете, шкалы удобнее и точнее можно составить, используя данные абсолютного обилия. Учитывая малое различие в абсолютных и относительных цифрах обилия, определенного проективным методом, можно пользоваться шкалами Л. Г. Раменского для приближенного определения условий произрастания, имея данные об относительном весовом обилии.

Можно составлять шкалы, отражающие распределение растений, в зависимости от любого экологического фактора (увлажнения, температуры, света и пр.) или от комплекса факторов — климата (Boyko, в 1954 г.), богатства почвы (Раменский) и пр.

При составлении экологических шкал возникают большие трудности в связи с неоднородностью среды, с зависимостью влияния отдельных факторов от других условий произрастания, с ярко выраженной переменностью действия факторов в течение дня, вегетационного сезона и от года к году. Это отмечалось многими исследователями и особенно подчеркнуто Элленбергом (Ellenberg, 1952) в отношении влажности почвы. Само понятие «влажность» почвы в экологическом отношении, по Элленбергу, не является ясным.

Обеспечение растений влагой зависит от трех групп факторов: 1) От почвы, и в том числе — а) от содержания влаги в отдельных горизонтах почвы, б) от способности почвы удерживать влагу, что определяет количество доступной для растений воды, в) от аэрации и обеспеченности элементами зольного питания; известно, что многие растения превосходно растут в насыщенной водой почве, если в ней содержится достаточное количество кислорода, и не в состоянии расти даже при меньшем увлажнении застойными водами; известно также, что при лучшем обеспечении минеральной пищей растения более экономно расходуют влагу для построения единицы сухого вещества.

2) От условий надземной среды, определяющих интенсивность транспирации и испарения с поверхности почвы.

3) От биологических свойств растений — глубины укоренения, способности поглощать влагу, наличия воздухопроводящей ткани и пр., а также от жизненного состояния растений. В частности, способность корней растений поглощать влагу из почвы резко снижается после скашивания или стравливания (Jänti a. Kramer, 1957). Следовательно, отношение к влаге на лугах, где практикуется частое скашивание или стравливание будет иным, чем на лугах, которые используются один раз.

Сложность вопроса возрастает в значительной мере благодаря переменности в обеспечении влагой в течение вегетационного сезона и от года к году.

Любое местообитание представляет в отношении увлажнения (равно как и в отношении других факторов) неоднородную и весьма динамическую систему, в связи с различием в содержании доступной влаги в отдельных горизонтах, а также благодаря микрорасчлененности поверхности и сезонной и разногодичной переменности в поступлении и расходовании влаги. Неоднородность местообитаний на лугах во многих случаях возрастает как результат жизнедеятельности компонентов ценозои, по-разному влияющих на водный режим. Поэтому луговые ценозы, как правило, образованы видами растений, различными по глубине укоренения (Linkola u. Tiriikka, в 1936 г.) и по отношению к влаге (с бо́льшим и меньшим отклонением в сторону ксеро- или гидрофильности). При наличии соответствующих знаний, но составу длительно существующих достаточно устойчивых ценозов несомненно можно судить об увлажнении отдельных горизонтов почвы и о характере переменности водного режима. В настоящее время представляется возможным по растительности судить лишь о среднем уровне увлажнения и о его переменности. Отдельные исследователи устанавливают различное число ступеней увлажнения. Так, Элленберг (Ellenberg, 1952) для лугов Германии выделяет лишь 6 ступеней,— от очень сухих местообитаний до прибрежных, бо́льшую часть года покрытых водой; Петерсен (Petersen, 1953) выделяет 9 ступеней, Бреннер (Brenner, 1922—1923) — 10, а Л. Г. Раменский в целом для СССР выделил 120 ступеней, в том числе для лугов 47 ступеней (от 47-й по 93-ью). Учитывая трудности в обоснованном выделении ступеней увлажнения, а также возможность их определения по растительности лишь приближенно, по-видимому не следует их выделять в большом количестве. Для лугов, например, хорошо различаются 5 ступеней, соответствующих понятиям «сухие», «свежие», «влажные», «сырые», «болотистые» луга, а также основным группам мезофитов, выделяемых А. П. Шенниковым (в 1941 г.). Вряд ли следует увеличивать их число свыше 10—20. Возможность определения по составу луговой растительности десяти ступеней увлажнения несомненно позволит более точно охарактеризовывать выделяемые типы лугов и правильнее намечать мероприятия по их улучшению.

По мере увеличения содержания влаги в почве не только возрастает водообеспеченность растений, но и ухудшаются условия аэрации, если нет причин, устраняющих это явление (подвижность воды и пр.). Многие виды растений, не имеющие приспособлений для обитания в почве с пониженной аэрацией, при увеличении увлажнения ведут себя различно, в зависимости от того, какими водами увлажняется почва — подвижными или застойными. Следует составить шкалы, в которых, начиная с определенных ступеней увлажнения, отображалось бы отношение растений к влаге при двух уровнях аэрации. Вагнер (Wagner, 1955) пытался это сделать для одной ступени увлажнения, но, на наш взгляд, неудачно.

Огромное значение в жизни растений имеет переменность увлажнения. На значение этого фактора уже давно обращал внимание ряд исследователей. В частности В. Н. Сукачев использовал этот признак при классификации лугов (Сукачев, в 1928 г.). Но особенно много для изучения переменности увлажнения сделал Л. Г. Раменский; им и введены понятия «переменность», «обеспеченность», «устойчивость» и «неустойчивость» увлажнения. Разработанная Л. Г. Раменским и Н. А. Антининым шкала переменности увлажнения (Раменский и др., 1956) представляет большую ценность, но ее следует рассматривать как первый шаг в этом направлении. При изучении переменности увлажнения (равно как переменности других факторов) нужно учитывать: 1) амплитуду колебаний (от—до), 2) длительность периодов определенного увлажнения и приуроченность их к отдельным фазам вегетации растений, 3) резкие изменения в увлажнении в течение вегетационного периода, 4) характер изменений влажности по годам (степень устойчивости).

В первую очередь следует учитывать амплитуду, которая является важнейшим показателем переменности. Ступень увлажнения дает менее точное представление о водном режиме, нежели амплитуда колебания увлажнения, в особенности с учетом длительности сухого и влажного периода и приуроченности их к определенным фазам вегетации. Если удастся создать шкалу амплитуд увлажнения, то отпадет необходимость составления отдельных шкал увлажнения и переменности в увлажнении.

Все, что сказано о влажности и ее переменности, в значительной степени относится и к составлению шкал применительно к ряду других экологических факторов.

Следует еще остановиться на рассмотрении шкал активного богатства почвы — «обеспеченности элементами пищи растений в подвижной и усвояемой растениями форме» (Раменский и др., 1956 : 64). Обеспеченность элементами минеральной пищи — экологический фактор большого значения. К сожалению, он мало изучен экологами и геоботаниками применительно к естественной растительности. Активное богатство почвы определяется содержанием многих элементов пищи растений (как макро- так и микроэлементов); часто оно бывает тесно связано с наличием или отсутствием веществ вредных для растений. Если высокие ступени богатства характеризуются достаточным содержанием всех необходимых элементов, то более низкие ступени включают огромное количество сочетаний основных элементов пищи растений. Низкий уровень богатства почвы может быть связан или с недостатком азота, или калия (на торфах), или фосфора и т. д. На одной и той же почве уровень богатства будет различным в зависимости от того, входят ли в состав травостоев бобовые и в каком количестве. Внесение фосфатов и молибдена на некоторых кислых почвах при одновременном подсеве бобовых может резко повысить уровень богатства почвы, в отсутствие же бобовых этого не происходит, и т. д.

Отдельные виды растений отличаются друг от друга по способности использовать трудно растворимые фосфаты (а вероятно и другие трудно растворимые соединения). В то же время усвояемость питательных веществ некоторыми видами может существенно меняться в зависимости от того, совместно с какими растениями они произрастают. Так, количество фосфорной кислоты, усвояемой злаками из фосфорита, резко возрастает при совместном произрастании их с горчицей, гречихой и люпином (Домонтович и Шестаков, 1929, и др.). Следует также иметь в виду, что один и тот же уровень обеспечения растений питательными веществами может создаваться на разных по богатству почвах (например, на бедных супесчаных и песчаных почвах при ежегодном отложении наилка «ступень активного богатства пени» может быть такой же, как и на богатых почвах). Таким образом, «активное богатство почвы» — явление сложное и в экологическом отношении нередко недостаточно определенное.

Следует стремиться к максимальному расчленению комплекса «активное богатство почвы», к составлению шкал, обеспеченности азотом, фосфором, калием и пр.,— они имеют большое научное и прикладное значение.

Наиболее легко составить шкалы обеспеченности азотом (Ellenberg, 1952). Нет оснований сомневаться в возможности создания шкал обеспеченности фосфором и калием, поскольку есть указания, что некоторые виды растений могут служить индикаторами содержания фосфора и калия в почве (Ellenberg, 1952).

Как справедливо отмечает Л. Г. Раменский (Раменский и др., 1956 : 65), «в природе наблюдается непрерывный ряд градаций от резко выщелоченных кислых и бесплодных к богатым, а затем в различной степени засоленным почвам». Но вряд ли правильно объединять в один экологический ряд богатство и засоленность почвы,

поскольку засоленность может проявляться при различном содержании в почве питательных веществ. Правильнее создавать особые экологические шкалы засоленности.

Чем больше описаний растительности используется при составлении шкал, тем точнее и полнее можно выянить закономерности распределения отдельных видов в зависимости от факторов среды. Но, как хорошо известно, экологические свойства видов не остаются одинаковыми в пределах их ареалов. В связи с этим экологические шкалы, основанные на широком географическом материале, собранном в пределах ряда природных областей, давая лучшее представление об экологических свойствах растений, оказываются менее ценными при использовании их для определения условий произрастания по растительности. В зависимости от поставленных целей нужно составлять либо один, либо другой тип шкал. Шкалы для определения по ним условий произрастания должны быть местными.[1] Сопоставление ряда местных экологических шкал может дать много ценного для выяснения экологических свойств видов в различных частях их ареалов.

В заключение можно сделать следующие выводы:

1. Составление экологических шкал для приближенного определения условий произрастания является актуальной задачей.

2. Не каждое описание растительности пригодно для составления шкал.

3. В шкалах не должно быть много градаций экологических факторов (ступеней), так как имеющиеся методы составления шкал не дают возможности для большой детализации в этом направлении.

Литература

Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях.— Домонтович М. К. и А. Г. Шестаков. (1929). Влияние смешанного посева злаков с люпином, гречихой и горчицей на использование фосфорита злаками. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., *XXII*, 1.— Ниценко А. А. (1957). Рецензия на кн.: Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Бот. журн., 7.— Раменский Л. Г. (1929). К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами. Труды совещания геоботаников-луговодов 15—20 января 1928 г. — Раменский Л. Г. (1937). Учет и описание растительности.— Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.— Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.— Смелов С. П. и Т. А. Работнов. (1929). Материалы к изучению реакции луговых почв и распределение в связи с ней луговой растительности. Изв. Гос. лугового инст., 1, 2, 3.— Boyko H. (1955). Climatic, ecoclimatic and hydrological influences on vegetation. Plant ecology. I. Reviews of research. Paris, Unesco. — Braungart R. (1899). Handbuch der rationellen Wiesen-und Weidenkultur und Futterverwendung. München. — Brenner W. (1922—1923). Studien über die Vegetation in Westlichen Nyland und ihr Verhältnis zu den Eigenschaften des Bodens. Fennia, *43*, 1.— Cajander A. K. (1909). Beiträge zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des Nördlichen Eurasiens. III. Die Alluvinum der Tornio- und Kemithäler. Helsingfors. — Clements F. E. (1920). Plant indicators. Carnegie Institute of Washington, Publication № 290.— Ellenberg H. (1952). Wiesen und Weiden und ihre Standörtliche Bewertung. Stuttgart.— Hundt. (1957). Pflanzensoziologische Methoden zur Beurteilung der Grünlandwasserstufen und des Ertragswertes. Die deutsche Landwirtschaft, *8*, 7.— Jänti A. a. P. J. Kramer. (1957). Root development of Grassland with special reference to water conditions of the soil. Proceedings Seventh international Grassland Congress.— Linkola K. u. A. Tiriikka. (1931). Über Wurzelsysteme und Wurzelausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten. Annales Botanici Societatis Zoological Botanical fennicae Vanamo, *VI*, 6.— Linstow O. (1929). Bodenanzeigende Pflanzen. Berlin. — Lothe A. (1953). Relations between soil, humidity and lime content, cultivation value and biological lime conditions of the soil as indicated by the vegetation. Meldin. Norges Landbrukschøgskoll, *33*, 3.— Mevius W. (1931). Die Bestimmung des Fruchtbarkeitszustandes des Bodens auf Grund des natürlichen Pflanzenbestandes. В кн.: E. Blanc. Handbuch d. Bodenlehre, 8. — Petersen A. (1953). Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkräuter auf Wiese, Weide und Acker. Berlin.— Rowe J. S. (1956). Uses of undergrowth plant species in forestry. Ecology, *37*, 3.— Sampson A. W. (1939). Plant indicator — concept and status.

[1] Шкалы Л. Г. Раменского и его сотрудников составлены на основе огромного материала (более 20 тысяч описаний растительности). Это определяет большую ценность их для экологической характеристики многих видов растений. К сожалению, в книге Л. Г. Раменского, И. А. Цаценкина и др. (1956) не указано, где, когда, кем, с применением какой методики был собран этот материал.

Bot. rev., *5*, 3.— Speidel B. u. L. Senden. (1954). Die Vegetation periodisch überschwemmter Wiesen in floristischer und landwirtschaftlicher Sicht. Angewandte Pflanzensoziologie Festschrift Aichinger, 2.— Stebler F. G. u. C. Schroeter. (1887). Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. II Untersuchungen über den Einfluss der Düngung auf die Zusammensetzung der Grasnarbe. Landwirtschaftliches Jahrbuch d. Schweiz, *I*.— Stebler F. G. u. A. Volcart. (1905). Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. Einfluß d. Beschattung auf d. Rasen. Landwirtschaftliches Jahrbuch d. Schweiz. *19*.— Unger F. (1932). Über den Einfluss des Bodens auf d. Verteilung d. Gewächse. Wien.— Wagner H. (1955). Die Bewertung der Wasserstufen in der Bodenschätzung des Grünlandes. Die Bodenkultur, 8.

(Получено 23 X 1957).

Всесоюзный
Институт кормов,
Москва.

Н. С. Снигиревская

О НОВОМ УСКОРЕННОМ МЕТОДЕ ПЛЕНОЧНЫХ ОТТИСКОВ В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

В октябрьском номере журнала «Annals of Botany» за 1956 г. появилось интересное сообщение об ускоренном методе получения пленочных оттисков с ископаемого окаменелого материала (Joy, Willis a. Lacey, 1956). Этот метод, заимствованный ими у палеозоологов (Sternberg a. Belding, 1942) и приспособленный для целей палеоботаники, представляет ряд существенных преимуществ перед широко известным методом Уолтона (Walton, 1928, 1952) и может быть рекомендован для широкого использования в палеоботанических исследованиях.

Новый метод заключается в том, что для приготовления целлюлозного отпечатка применяется уже готовая целлюлозно-ацетатная пленка. Причем, как это показал Б. В. Милорадович (1940), раствор целлюлозы для изготовления такой пленки можно получить просто растворением кино- или фотопленки в эфире, ацетоне или другом растворителе. Шлифование и травление образца производится обычным способом (Walton, 1928; Andrews, в 1951 г.; Darrah, 1952; Lacey, 1953). После протравливания поверхность образца промывается тонкой струей воды и высушивается. Для ускорения высыхания ее можно промыть 95%-м спиртом. Затем на высушенную поверхность наносится тонкий слой растворителя, достаточный для растворения лишь той части пленки, которая непосредственно примыкает к образцу. Заранее подготовленная пленка, наилучшая толщина которой для палеоботанических объектов 0.05 мм, прикладывается к образцу в месте наибольшего скопления растворителя. Затем она осторожно приглаживается пальцем к остальной поверхности образца. Вскоре в месте соприкосновения с образцом пленка растворяется. В случае, если растворитель взят в избытке, пленка может сморщиться, но по мере испарения растворителя она вновь расправляется. Высыхание обычно длится 10—20 минут, но на образце пленку рекомендуется оставлять в течение 1 часа и более, чтобы последующую усушку вне образца свести к минимуму. Высохшую пленку снимают с поверхности, позрезав ее по краям бритвой или скальпелем. Снятую пленку следует ровно обрезать и нумеровать тушью. Она может храниться или свободно, или заключенной в канадский бальзам. Пленки, хранящиеся свободно, испытывают некоторое сокращение в величине в результате продолжающейся в течение первых нескольких дней усушки. Усушка, в основном, заканчивается в течение первых 48 часов после снятия пленки, а затем идет очень медленно. Авторы приводят таблицу, которая иллюстрирует это сокращение пленки в разных условиях хранения и в зависимости от времени высушивания на образце. Оказывается, что пленка, высушиваемая на образце в течение приблизительно 2 часов при комнатной температуре или в течение 30 минут при 34° С, в результате последующего испарения растворителя сокращается всего лишь на 1%, что практически никак не отражается на таких микрообъектах, как споры или толщина клеточных оболочек. Если пленка заключена в канадский бальзам, скорость растворения растворителя значительно сокращается. Так, незакрепленная в канадском бальзаме пленка, приготовленная методом Уолтона, спустя 8 лет сократилась на 4—4.5%, в то время как фиксированная пленка сократилась за это же время только на 2—2.5%.

Описываемый метод был применен авторами его для исследования девонских и каменноугольных окаменелостей. Предложенный ими более совершенный метод представляет значительное преимущество над ранее известными методами. Он обеспечивает большую экономию во времени, особенно в случае приготовления множества серийных срезов. Материалы, используемые для приготовления пленок очень легко доступны, не требуется приготовления каких-либо сложных растворов. Кроме того,

нет необходимости располагать исследуемую поверхность строго горизонтально во избежание неравномерного распределения раствора.

Таким образом, рассмотренный метод заслуживает внимания и его следует широко применять в целях приготовления пленочных оттисков с палеоботанических объектов.

Литература

Милорадович Б. В. (1940). Изучение микростроения палеонтологических объектов методом целлулоидных отпечатков. Изв. АН СССР, сер. геолог., *4* : 171—175. — Darrah W. C. (1952). The Materials and Methods of Palaeobotany. The Palaeobotanist, *1* (Birbal Sahni Memorial Volume), Lucknow : 145—153. — Joy K. W., A. J. Willis a. W. S. Lacey. (1956). A Rapid Cellulose Peel Technique in Palaeobotany. Ann. Bot., N. S., *20*, 80 : 635—637. — Lacey W. S. (1953). Methods in Palaeobotany. North-Western Naturalist, *24* : 234—249. — Sternberg R. M. a. H. F. Belding. (1942). Dry-peel technique. J. Paleont., *16* : 135—136. — Walton J. (1928). A Method of Preparing Sections of Fossil Plants contained in Coal Balls or in other Types of Petrifaction. Nature, London, *122* : 571. — Walton J. (1952). Notes on the Preparations and Permanence of Peel Sections. C. R. 3-eme Congr. Strat. Carb. Heerlen (1951), *2* : 651—653.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 VII 1957).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

П. А. Хуршудян

ОБРАЗОВАНИЕ ТРАВМАТИЧЕСКИХ ФОРМ ЛИСТЬЕВ У *FRAXINUS*

С 4 рисунками

Изменения в форме листьев, возникающие под влиянием тех или иных воздействий внешней среды или человека, представляют значительный интерес для эволюционной морфологии, позволяя в какой-то мере восстанавливать ход эволюционного развития, приведшего к определенной, характерной для данного вида форме листа. В других случаях, напротив, изменение формы листа указывает на возможные дальнейшие преобразования листа или же на особенности в его онтогенезе, которые не проявляются при образовании листьев нормальной формы.

Мы обратили внимание на появление листьев необычной формы у двух видов ясеня — *Fraxinus oxycarpa* Willd. и *F. pensilvanica* L. Эти своеобразные листья представляли все переходы от необычного для этих видов цельного, зубчатого листа к типичным сложным непарноперистым листьям, свойственным огромному большинству видов этого рода (рис. 1, *о*, *п*, *р*).

В наших работах по изучению прироста и водного режима древесных пород в условиях Ереванского ботанического сада АН АрмССР, проводимых под руководством проф. А. А. Яценко-Хмелевского, были поставлены опыты по дефолиации (удалению листьев) у подопытных экземпляров ясеней. В одном из вариантов опыта, на 4 молодых, примерно десятилетнего возраста, деревьях ясеня пенсильванского 19 апреля 1954 г. были удалены все почки. Удаление почек и образовавшихся из них листьев производилось и в дальнейшем по 2 раза в неделю, вплоть до 25 июня.

В начале июля на всех экземплярах этого варианта опыта появились многочисленные крупные листья, отличавшиеся значительным разнообразием формы (рис. 1, 2). Все листья этих деревьев, образовавшиеся в середине лета, отличались тем, что опадали значительно позже по сравнению с листьями контрольных экземпляров. Так, например, листопад у контрольных деревьев начался 15 сентября, в то время как к этому сроку «летние» листья сохраняли темно-зеленую окраску. Листопад у подопытных растений наступал после первых заморозков, имевших место в начале октября; полный листопад наблюдался лишь в середине ноября, т. е. на два месяца позже, чем у контрольных растений.

Форма «летних» листьев была исключительно разнообразна. Первые по времени образования листья пенсильванского ясеня были простыми, преимущественно яйцевидными или заостреннояйцевидными, с пильчатыми краями, причем зубчики отмечались преимущественно в верхней части пластинки (рис. 1, *а*, *д*, *е*; рис. 2, *а*, *б*). Последующие листья имели или один листочек на одном крае листа (рис. 1; рис. 2, *г*, *д*; рис. 3), либо просто глубокую выемку (рис. 1, *ж*), последующие листья несли одну (рис. 2, *е*, *ж*) или две пары листочков (рис. 1, *л*, *м*). В некоторых случаях, при наличии одной пары боковых листочков, от основания верхушечного листочка отходит один более или менее отчетливо отчлененный боковой листочек (рис. 1, *г*; рис. 2, *в*, *и*, *к*; рис. 3, *д*; рис. 4, *л*).

Аналогичные изменения в форме листьев были отмечены и у экземпляров ясеня остроплодного, подвергшихся дефолиации (рис. 3 и 4).

Литературные данные, касающиеся естественной изменчивости формы листьев древесных растений весьма многочисленны. Н. П. Кренке (1950) описывает множество случаев подобной изменчивости, возникающей в результате срастания листьев. Так, например, у сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) вместо цельнокрайних листьев образуются листья с выемчатыми краями, иногда даже лопастные и, реже, сложные и перистые листья. Возникновение подобных, ненормальной формы листьев, Кренке объясняет их слиянием еще в почке, под давлением конуса нарастания на их лопасти.

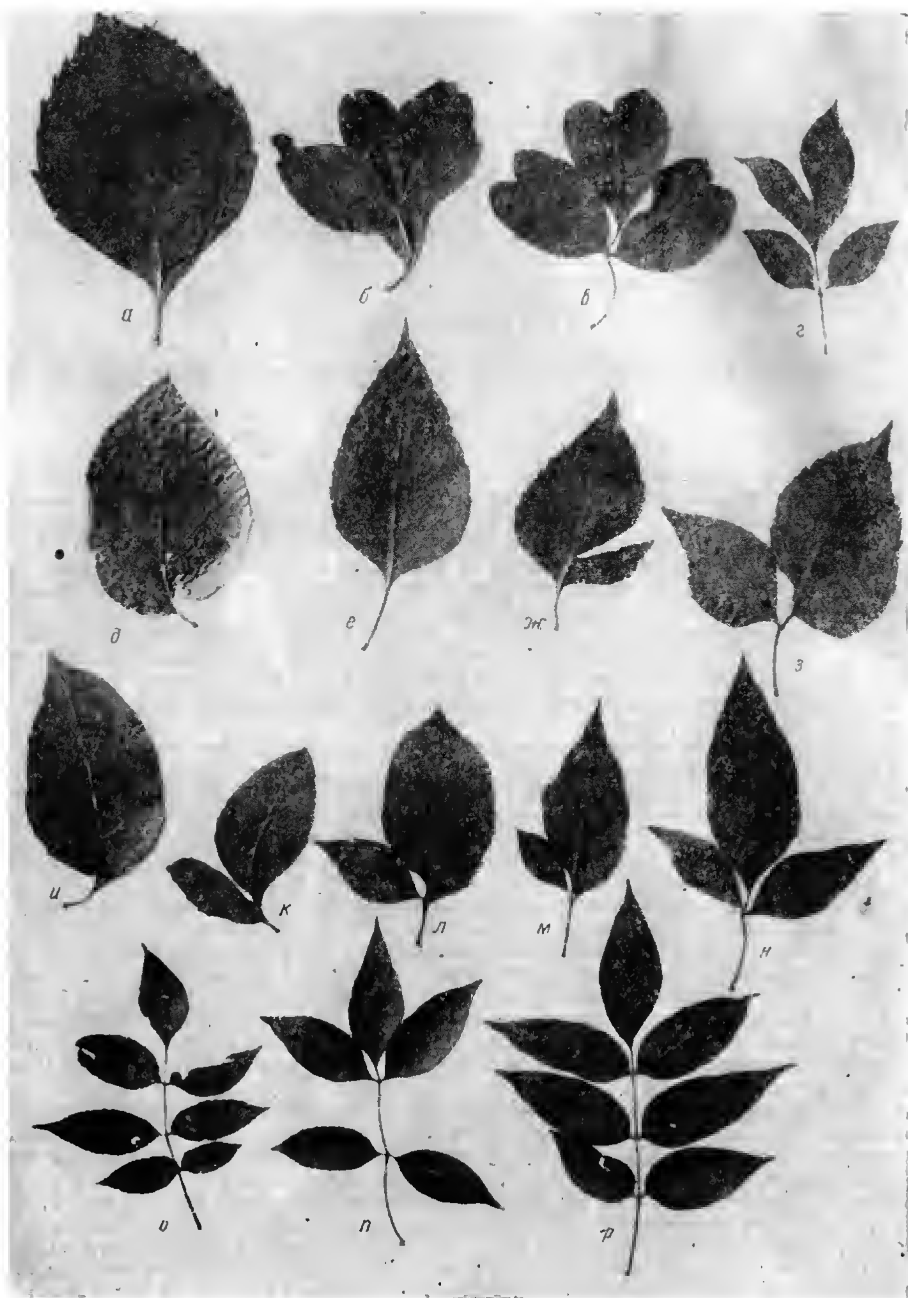


Рис. 1. Изменение формы листа после дефолиации побега у ясеня пенсильванского.

а—н — последующие листья (снизу стебля вверх); *о—р* — контроль, «нормальные» листья ясеня.



Рис. 2. Изменение формы листьев после дефолиации другого побега у ясеня пенсильванского.

а—м — последующие листья (снизу стебля вверх).

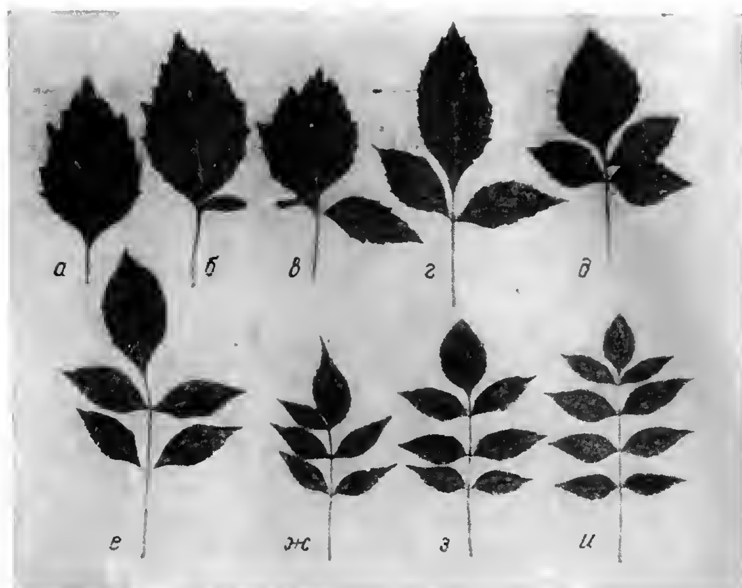


Рис. 3. Изменение формы листьев после дефолиации побега у ясеня остроплодного.

а—з — последующие листья (снизу стебля вверх); *и* — лист с контрольного дерева.

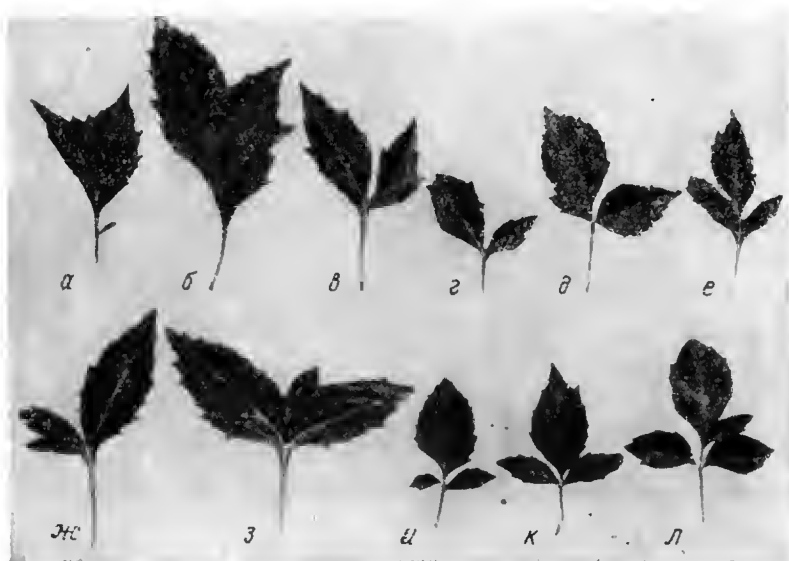


Рис. 4. Изменение формы листьев после дефолиации на другом побеге у ясеня остроплодного.

а—л — последующие листья (снизу стебля вверх).

Другие авторы (Penzig, 1920—1922; Schlechtendal, 1855) склонны объяснять появление подобных листьев у сирени обыкновенной родством ее с ясенем, жасмином и персидской сиренью.

Мы полагаем, что для описываемого нами случая объяснение, приводимое Кренке, не применимо, поскольку в отношении ясеней нами применялось хирургическое воздействие, а именно многократное удаление почек.

Приводимые ниже литературные данные относятся к случаям изменения формы листьев, вызванного повреждениями вредителями, заморозками или ранениями.

Случай появления видоизмененных листьев, в результате уничтожения первичной листвы заморозками или насекомыми, описывались в литературе для бука (Ettinghausen u. Karsan, 1888 [цит. по: Тахтаджян, 1954]). В этом случае авторы были склонны видеть в этих измененных листьях проявление атавизма.

Блaрингем (Blaringhem, 1907) указывает, что путем насильственного ранения образуются настоящие уродливости всех органов — стеблей, листьев, цветков и плодов. Причиняя ранение, можно большинство подопытных растений поставить в состояние неустойчивости и у некоторых из них получить аномалии, частью наследственные.

Вызванное нами образование ненормальных листьев у ясеней, по своей природе ближе всего стоит к новообразованиям, полученным Бларингемом. Поскольку наблюдения показывают, что формирование и рост листьев у подопытных растений протекали гораздо энергичнее, чем это имело место у листьев нормальных деревьев, то можно думать, что уже самое нарушение темпа образования листа, связанное со значительным опозданием в сроках его появления, могло способствовать возникновению своеобразных форм, показанных на наших фотографиях.

Помимо объяснения причин возникновения ненормальных листьев ясеней, небезынтересно попытаться увязать наши наблюдения с вопросом об эволюции формы листьев у ясеней. Вполне возможно, что и в данном случае имеет место возврат к предковому состоянию листьев. Тем не менее не исключается возможность «прогрессивного метоморфоза». Деле в том, что нет твердых оснований предполагать, что непосредственные предки ясеня имели простые листья. Напротив, имеются данные, указывающие на наличие у ясеней процесса редукции листочков сложного листа, доходящего у некоторых видов (например, у *F. excelsior* L. var. *monophylla* Kuntze) до возникновения простого листа из оставшегося в единственном числе верхушечного листочка.

В заключение отметим, что достаточно длительная и полная дефолиация (осуществляемая на молодых древесных растениях), по-видимому и в других случаях, у других растений, может привести к изменениям формы листьев и, следовательно, будет перспективной как метод экспериментальной тератологии и онтогенетики.

Литература

Кренке Н. П. (1950). Регенерация растений. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Blaringhem M. L. (1907). Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité. (Mutuation et traumatismes). Thèses présentées à la Fac. des Sci. de Paris pour obtenir le grade de docteur des sci. natur. Sér. № 536, № d'ordre 1260. Lille Imprimerie, I. — Ettinghausen C. u. F. Karsan. (1888). Beiträge zur Erforschung atavistischer Formen an lebenden Pflanzen und ihre Beziehungen zu den Arten ihrer Gattung. Denkschr. Wien. Akad., math.-nat. Kl., *54*. — Penzig O. (1920—1922). Pflanzenteratologie, *I*, *II*, *III*. 2. Aufl., Berlin. — Schlechtendal D. F. (1855). Abnorme Blattbildung. Bot. Ztg., *32*.

Ереван. (Получено 4 VIII 1956).

М. С. Боч

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И ЕГО СВЯЗЬ С ТОРФЯНОЙ ЗАЛЕЖЬЮ БОЛОТНЫХ МАССИВОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

С 7 рисунками

В отечественной и зарубежной литературе, посвященной проблемам болотоведения, вопрос о возможности использования индикаторной роли растительности болот по отношению к торфяной залежи ставился несколько раз. Специально данной проблеме посвящены работы финского болотоведа О. И. Луккала (Lukkala, 1920) и Т. Г. Абрамовой (1947, 1951, 1954). Луккала на примере болот Финляндии делает попытку установить для некоторых типов болот (типы в смысле А. Каяндера [Cajander, 1913]) подстилающие их в пределах метрового слоя виды торфа. Наиболее полную разработку интересующего нас вопроса мы находим в работах Т. Г. Абрамовой, которая проводила

свои исследования на торфяных массивах Ленинградской области и установила ряд интересных закономерностей в строении торфяной залежи от поверхности вплоть до минерального дна на различных природных участках болота. Проблему взаимосвязи растительного покрова и торфяной залежи болот затрагивают также Н. Я. Кац (1934), З. Ф. Руофф (1934), Д. А. Бегак и др. (1934), И. Д. Богдановская-Гиенэф (1936, 1956), Н. И. Пьявченко (1953) и ряд других авторов. Почти все работы, затрагивающие эту тему, кроме работ Луккала, Пьявченко и, отчасти, Богдановской-Гиенэф, касаются так называемых выпуклых олиготрофных болот, относящихся к группе типов болотных массивов замкнутых бессточных котловин (Галкина, 1955). Болота этой группы распространены главным образом в северо-западной, средней и прибалтийской болотных областях (Тюремнов, 1949).[1] Закономерности строения их торфяной залежи и взаимное распределение растительных группировок на них уже более или менее выяснены. Наибольшей изученности выпуклых болот способствовало и то обстоятельство, что они часто встречаются в густо населенных районах, поблизости от крупных научных и производственных центров.

Наши исследования о взаимосвязи между растительным покровом болот и их торфяной залежью проводились в иной области торфяных болот — кольско-карельской. Сведения о болотах этой области, их растительности, торфяной залежи и т. п. более отрывочны и в гораздо меньшей степени обобщены, чем сведения о выпуклых олиготрофных болотах. В результате работ, проведенных в последние годы экспедициями Сектора болотоведения и мелиорации Карельского филиала АН СССР, в которых принимал участие и автор, были собраны обширные сведения, касающиеся болотных массивов Карелии. Эти данные позволили расширить представления о болотах Карелии, особенно об их типах и торфяной залежи.

В своей статье мы используем часть материалов, собранных в средней Карелии. Для решения поставленной перед нами задачи мы, в отличие от других исследователей, работавших над данной проблемой, подходим к болотному массиву с ландшафтной точки зрения. Прежде чем рассматривать строение торфяной залежи под теми или иными растительными группировками и их комплексами мы устанавливаем тип[2] данного болотного массива и выявляем условия, в которых он развивается. В число последних включаются геоморфология, петрография, гидрогеология окружающей местности, определяющие водно-минеральный режим болотного массива, а следовательно, и весь ход его развития. Зная перечисленные условия развития болота и исходя из них, можно судить о строении торфяной залежи под теми или иными ценозами, индикаторная роль которых будет справедлива лишь в пределах массивов одного типа. Таким образом, сами по себе растительные группировки являются индикаторами второго порядка, а основным индикатором является принадлежность торфяника к определенному типу болотных массивов.

При проведении исследований нами применялся аэроназемный метод, разработанный Е. А. Галкиной (1946, 1948, 1953). Этот метод предполагает использование аэрофотоснимков болот масштаба 1 : 10 000, 1 : 17 000 и 1 : 30 000, позволяющих установить их очертания, размеры, характер водопроводящей сети и т. п. и являющихся поэтому наиболее объективными планами болотных массивов. Благодаря использованию аэрофотоснимков, мы имели возможность охватить исследованиями наиболее типичные участки болотных массивов.

Средняя Карелия отличается очень сложным рельефом, несущим отпечаток деятельности ледника и его вод и поэтому характеризуется большим разнообразием болотных массивов, которые относятся к различным группам типов. Если подходить к этим массивам с точки зрения современных ландшафтных классификаций, то большинство их относится к группе мезоландшафтов сточных котловин (Галкина, 1955) или к тор-

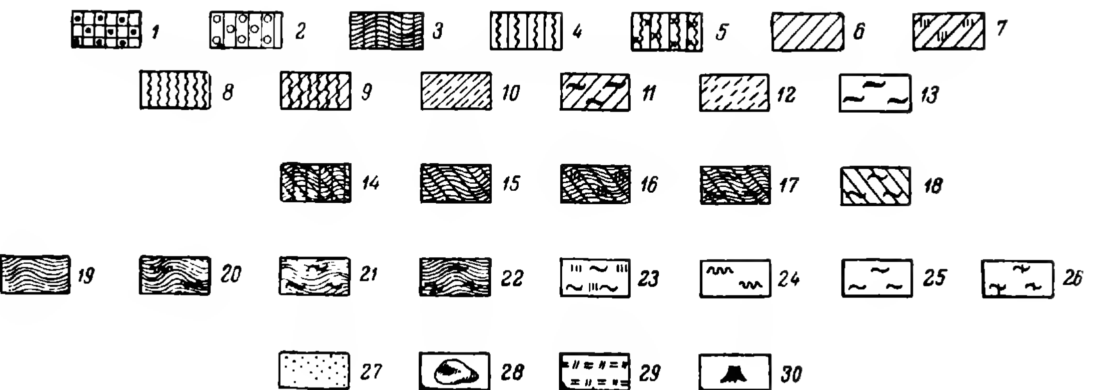
Рис. 1. Стратиграфический профиль торфяной залежи (поперечный разрез) болота типичной сточной котловины, находящегося в евтрофной фазе развития.
Цифры в столбиках — степень разложения торфа (в %).

Условные обозначения к рис. 1—7.

Низинные торфа: *1* — сосновый торф; *2* — березовый торф; *3* — древесно-пушицевый торф; *4* — древесно-тростниковый торф; *5* — древесно-тростниковый торф с хвощом; *6* — осоковый торф; *7* — осоково-шейхцериевый торф; *8* — тростниковый торф; *9* — тростниково-осоковый торф; *10* — осоково-гипновый торф; *11* — осоково-сфагновый торф; *12* — гипновый торф; *13* — сфагновый торф. Переходные торфа: *14* — древесно-пушицевый торф; *15* — осоково-пушицевый торф; *16* — пушицево-шейхцериевый торф; *17* — пушицево-сфагновый торф; *18* — сфагновый торф. Верховые торфа: *19* — пушицевый торф; *20* — пушицево-сфагновый (со *Sph. magellanicum*) торф; *21* — пушицево-сфагновый мочажинный торф; *22* — пушицево-сфагновый (со *Sph. fuscum*) торф; *23* — шейхцериево-сфагновый торф; *24* — magellanicum-торф; *27* — песок; *28* — камни; *29* — глина; *30* — пень.

[1] Мы пользуемся районированием С. Н. Тюремнова, так как оно увязано со стратиграфическими особенностями болотных массивов.

[2] Тип болотного массива понимается здесь в смысле Е. А. Галкиной (1955): как закономерное сочетание современных и прошлых растительных группировок и элементов водопроводящей сети.


м
0
1
2
3
4
5
6
7
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

фяным месторождениям сточных котловин (Тюремнов и Виноградова, 1953). Мы считаем возможным рассматривать в пределах этой группы типов не только болота, занимающие типичные сточные котловины вееровидной формы, как это отмечает Е. А. Галкина (1955), но и выделенные этим автором в отдельную группу массивы — лога, имеющие узкую лентовидную форму.

В зависимости от формы впадины, уклона ее дна и условий залегания, определяющих водно-минеральный режим и, в связи с ним, растительность и строение торфяной залежи болотного массива, мы различаем четыре варианта типов болот в пределах группы типов болотных массивов сточных котловин.

К первому варианту мы относим болота типичных сточных котловин, имеющие более или менее вееровидную форму и достигающие 2—3 км в длину и 1—1.5 км в ширину. В продольном направлении поверхность и дно таких болот имеют значительный уклон (порядка 0.009—0.001) в сторону внешнего водоприемника — реки или озера. В поперечном сечении их поверхность слегка вогнута (рис. 1).

С. Н. Тюремнов и Е. А. Виноградова (1953) в своей классификации торфяных месторождений также уделяют внимание описанию болот сточных котловин, но, к сожалению, рассматриваемые ими массивы расположены гораздо южнее, чем Карелия, т. е. в иной торфяно-болотной области. Несколько конкретных описаний массивов этого варианта приведены в работах Н. В. Лебедевой (в рукописи 1954 г.) и Р. П. Тихоновой (в рукописи 1954 г., 1955). Нами были описаны массивы этого варианта, находящиеся в евтрофно-мезотрофной фазе развития, залегающие в условиях богатой среды. Типичных сточных котловин с олиготрофной растительностью в районе исследования встречено не было.

Растительность окраинных частей массивов, о которых идет речь, мезотрофна и относится к древесно-моховому типу. Вся центральная их часть занята комплексом мезотрофных ценозов из *Sph. papillosum* Lindb. или *Sph. warnstorfii* Russ. (на грядах или кочках) и евтрофных ценозов травяного типа из осок, шейхцерии и т. п. (в понижениях). Реже понижения заняты сообществами мохового типа из *Sph. subsecundum* Nees или *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limp.

Торфяная залежь массивов варианта типичных сточных котловин достигает 4—8 м мощности в средних участках массивов и понижается до 1.5 м в краевых. Мощность залежи уменьшается в 2—3 раза также и в направлении от вышерасположенной части массива к самой низкой его части, ближайшей к водоприемнику. Несмотря на пестроту современного растительного покрова центральной топяной частв болот, торфяная залежь [1] здесь очень однородна (рис. 1, центральная часть) и сложена преимущественно осоковым торфом, а также осоково-сфагновым или осоково-гипновым низинным торфами; иногда попадаются прослойки тростникового торфа. Такую залежь можно назвать осоковой низинной, а местами — тростниковой. Растительность на участках с подобной залежью, как уже упоминалось, в основном состоит из осок. В том случае, если в мочажинах или межкочьях встречается шейхцерия (*Scheuchzeria palustris* L.), господствующая наряду с осоками, то верхний слой залежи иногда бывает сложен шейхцериево-осоковым торфом. Это свидетельствует об относительно недавнем поселении шейхцерии на болотных массивах исследованного типа. То же самое можно сказать и о гипновых и сфагновых мхах. Почти во всех случаях под мочажинами и межкочьями с моховым покровом была встречена осоковая залежь, и лишь в верхних ее слоях наблюдалась единичная примесь тех мхов, которые встречаются в мочажине. Как показывает стратиграфический разрез, мхи на болотах данного варианта господствовали лишь в начальных стадиях их развития, затем они выпали на очень длительный промежуток времени и появились вновь уже совсем недавно.

Залежь под грядами не отличается от залежи под топяными участками. Лишь иногда ее верхние 25 см сложены сфагновыми переходными торфами. Все это свидетельствует о вторичном характере гряд (Богдановская-Гиенэф, 1936), возникших совсем недавно на топяном фоне.

Господство осокового торфа в залежи свидетельствует о том, что на массивах в течение всего периода их развития доминировали либо осоковые ценозы, либо ценозы, в которых господствующую роль играли другие растения, остатки которых не сохранились, а осоки были лишь содоминантами. К сожалению, интересный вопрос о сохранности тех или иных растительных остатков в торфе почти не затронут в литературе. Этой проблемы касаются И. Д. Богдановская-Гиенэф (1945) и Е. А. Широкоаская (1947).

Мезотрофные облесенные окраины болот типичных сточных котловин подстилаются либо, как и центр, низинной травяной (осоковой, тростниковой) залежью, либо древесно-травяной. Несмотря на общий низинный характер, верхние 25—50 см

[1] Названия видов торфа и торфяных залежей приводятся в основном по общепринятой «Классификации видов торфа и торфяных залежей» (1951). Названия видов торфа и залежей, отсутствующие в указанной классификации, составлялись нами с использованием принципов последней.

таких залежей сложены переходными торфами: осоково-сфагновыми, пушицево-сфагновыми и т. п. (рис. 1, края профиля), отложенными уже мезотрофными растительными группировками.

Что касается степени разложения торфов, то в центральных участках болот она довольно низкая, равная в среднем 15—25% и довольно равномерная по всей глубине залежи; по окраинам, если они сложены древесно-травяными торфами, степень разложенности несколько выше.

Конечно, у каждого массива, относящегося к варианту типичных сточных котловин, в пределах исследованного района будут наблюдаться свои небольшие отклонения в строении торфяной залежи, составе растительных группировок и т. д., но основные черты их облика будут сходны и подобны тем, какие мы описали.

Ко второму варианту болотных массивов группы сточных котловин относятся болота, по форме и размерам напоминающие болота первого варианта, но занимающие, в отличие от них, сточные котловины с очень слабым уклоном дна (порядка 0.0007—0.0004). Такие массивы мы называем болотами пологих сточных котловин. В литературе они почти не были описаны, если не считать заметки М. С. Боч и Т. К. Юрковской (1956) и более ранней работы А. А. Ниценко (1932 г.), находящейся в рукописи, между тем как в Карелии они не редки.

Болотные массивы варианта пологих сточных котловин были оиисаны в камовом ландшафте и среди холмов основной морены, покрытых озерными песками, т. е. в условиях бедного минерального питания. Поэтому эти массивы находятся в мезотрофно-олиготрофной фазе развития, причем в их современном растительном покрове растительные группировки олиготрофного характера резко преобладают.[1] Основную часть площади массивов занимают олиготрофные грядово-мочажинные комплексы с поперечной ориентировкой гряд. На грядах, составляющих до 60% площади комплекса, господствуют ценозы из *Sph. fuscum* (Schimp.) Kling. с сосной f. *litwinowii*, болотными кустарничками и пушицей влагалищной (*Eriophorum vaginatum* L.). Мочажины, как правило, топки; моховой покров в них образован *Sph. papillosum* Lindb. или *Sph. dusenii* C. Jens., а н травяном ярусе господствуют шейхцерия и осока топяная (*Carex limosa* L.). Иногда моховой покров в мочажинах отсутствует, и на поверхность выступает голый торф, кое-где покрытый коркой печеночных мхов. По этому фону растут редкие кочки пухоноса дернистого или пушицы.

Если через подобные массивы проходит проточная топь, то вдоль нее грядово-мочажинный комплекс носит олигомезотрофный характер. В этом случае гряды покрыты ковром из *Sph. angustifolium* C. Jens. и *Sph. magellanicum* Brid., кустарничками и пушицей; древесный ярус или отсутствует, или представлен сосной (f. *litwinowii*). В мочажинах между гряд растительность явно мезотрофна, ее слагают осока вздутая (*Carex inflata* Huds.), вахта, *Sph. dusenii* и др.

Торфяная залежь массивов этого варианта очень мелка (до 1.5 м) и равномерна по мощности, несколько уменьшаясь лишь у окраин. На участках с олиготрофной растительностью залежь всегда верховая, с мезотрофной — переходная. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс подстилается комплексом торфов, т. е. под мочажинами и грядами залежь не одинакова. Под мочажинами со *Sph. dusenii* и шейхцерией (самый распространенный вариант растительности мочажин) расположена чаще всего шейхцериево-сфагновая верховая залежь (рис. 2, *А*), реже — пушицево-сфагновая мочажинная верховая залежь. Мочажины с деградированным моховым покровом и пушицей и мочажины со *Sph. papillosum* или *Sph. dusenii*, в которых или вовсе нет шейхцерии, или она не играет доминирующей роли, а господствуют осока топяная, пушица и др., подстилаются пушицево-сфагновой верховой мочажинной залежью (рис. 2, *Б*). Таким образом, пушица, если она в настоящее время доминирует в мочажинах или является содоминантом, всегда будет встречена в значительном количестве в торфе мочажин. Что касается осоки топяной и пухоноса дернистого, то сколь часто мы ни встречали их на поверхности мочажин, в залежи остатков их почти не попадалось. Либо остатки этих растений плохо сохраняются и с трудом опознаются в торфе, либо эти растения поселились в мочажинах болот этого типа совсем недавно. В целом, про мочажины с олиготрофной растительностью можно сказать, что они носят первичный характер (Богдановская-Гиенэф, 1936) и начали образовываться на первых этапах развития массивов.

Залежь под грядами можно назвать верховой, сфагновой или пушицево-сфагновой (рис. 2, *В*). Лишь самые нижние горизонты (25—50 см) могут быть сложены низинными или переходными торфами. Следуя И. Д. Богдановской-Гиенэф (1936), мы называем такие гряды первичными. Следовательно, дифференцировка болотной растительности на гряды и мочажины в этих условиях произошла почти с первых моментов образования болота. Так как растительность гряд более однородна, нежели растительность мо-

---

[1] В ряде случаев нами были встречены обширные болотные массивы этого варианта, проходящие мезотрофную фазу развития. Мощность торфяной залежи на таких болотах достигала всего лишь 50 см. Евтрофных болот, занимающих пологие сточные котловины, описано не было.

чажин, то и залежь под ними почти всегда одинаковая. Степень разложения торфов на описанных массивах довольно низкая в верхней половине залежи (5—10%), но резко повышается в нижней (30—40%). Под грядами она несколько выше, чем под мочажинами.

В районе проточных топей олигомезотрофный грядово-мочажинный комплекс подстилается переходной залежью. Мочажины явно первичны, так как их залежь до дна сложена переходными топяными торфами. Правда, иногда верхние 25 см залежи образованы верховым сфагново-мочажинным торфом. Подобную залежь мы называем переходной многослойной травяно-сфагновой (рис. 3), так как она сложена различными переходными торфами травяной и травяно-моховой групп, причем ни один из них в залежи не преобладает. Такая пестрота в строении залежи свидетельствует о частой смене растительных группировок в условиях мезотрофной топи. Однако торфа в основном сло-

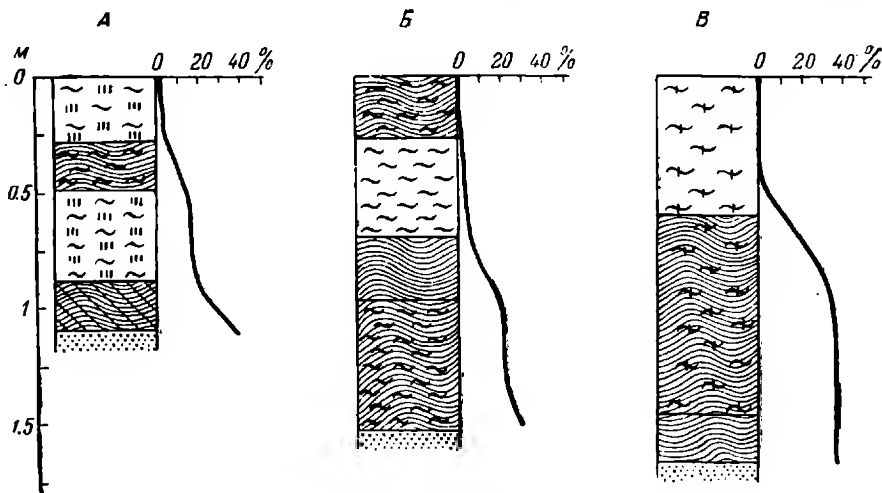


Рис. 2. Строение торфяной залежи на олиготрофном участке болота пологой сточной котловины.

А — под мочажиной с шейхцерией и *Sph. dusenii* (шейхцериево-сфагновая верховая залежь); Б — под мочажиной с пушицей и деградированным моховым покровом (пушицево-сфагновая мочажинная верховая залежь); В — под грядой с сосной, пушицей, кустарничками, *Sph. fuscum* (пушицево-сфагновая верховая залежь). *Кривые справа* — степень разложения торфа.

жены из остатков тех растений, которые и сейчас встречаются в мочажинах (пушица, осока вздутая и *Sph. dusenii*). Очевидно, что со временем в этих условиях менялся не столько состав растительности, сколько доминирующая роль тех или иных растений. Строение залежи под грядами такое же, как и под мочажинами, исключение составляют верхние 25 см, сложенные верховыми магелланикум- или фускум-торфами. Следовательно, на одних и тех же массивах, но в различных условиях, гряды возникли в различные моменты: на участках с олиготрофной растительностью гряды возникли давно, а на участках проточной топи — недавно. В тех участках массивов, где проточная топь с мезотрофной растительностью гладкая, а не грядово-мочажинная, она также подстилается переходной многослойной травяно-сфагновой залежью.

В переходных залежах в пределах одного и того же массива степень разложения торфов в среднем на 10% выше, чем в верховых.

Нам остается рассмотреть болота-лога. Болотные массивы, относимые к этому варианту, прежде считались наиболее характерным типом болотных массивов Карелии и Финляндии.

Средняя Карелия характеризуется, в основном, сильно расчлененным рельефом, причем многие отрицательные его элементы часто имеют форму узкого лентовидного лога, в большинстве случаев занятого болотом. Эти болота обычно достигают нескольких километров в длину и 100—300 м в ширину и имеют корытообразную поперечную форму. В классификации болотных мезоландшафтов Е. А. Галкиной (1955) подобные массивы называются болотными мезоландшафтами логов. В своей классификации торфяных месторождений С. Н. Тюремнов и Е. А. Виноградова (1953) относят подобные массивы-лога, наряду с болотами иных типов, встреченных в районах с сильно расчлененным рельефом, к типу межсельговых торфяных месторождений, причем авторы не приводят сведений об их торфяной залежи, растительном покрове и т. п. Карельский комплекс типов А. К. Каяндера (Cajander, 1913) также включает в себя болота-лога, как и болота среднекарельского типа Ю. Д. Цинзерлинга (1938).

Все перечисленные авторы, за исключением Е. А. Галкиной, включали в свои типы: межсельговый, карельский и среднекарельский, также и такие болота, которые лишь внешне напоминают типичные массивы-лога, но по сути дела относятся к иным типам — к болотам-плесам, к проточным котловинам и др. В отличие от них болота-лога имеют свои закономерности строения и развития и отнюдь не являются тем беспорядочным, случайным нагромождением различных торфов и растительных группировок, как это считают А. К. Каяндер и Ю. Д. Цинзерлинг. Прежде всего, массивы-лога представляют собой сточные котловины. Дно массивов и их поверхность имеют более или менее значительный уклон. Воды, питающие их (атмосферные, поверхностно-сточные, грунтовые и пр.), собираются в наиболее вогнутой части болот и стекают в наиболее пониженную их часть, откуда отводятся во внешний водоприемник с помощью ручьев или фильтруются через песок. Рассматриваемые нами лога либо имеют простую вытянутую

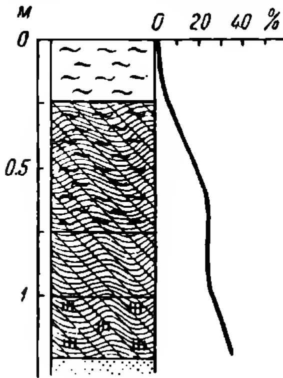


Рис. 3. Строение торфяной залежи на мезотрофном участке болота пологой сточной котловины под мочажиной с шейхцерией, осокой вздутой и *Sph. dusenii*. Многослойная травяно-сфагновая переходная залежь.

Кривая справа — степень разложения торфа.

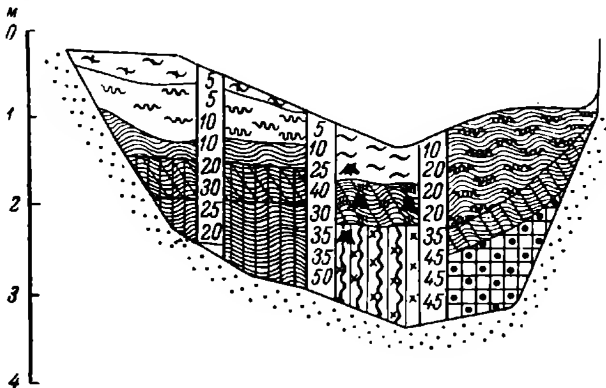


Рис. 4. Стратиграфический профиль торфяной залежи (поперечный разрез) болота-лога со значительным уклоном дна, находящегося в мезотрофно-олиготрофной фазе развития.

Цифры в столбиках — степень разложения торфа (в %).

форму и представляют собой болотный мезоландшафт в смысле Е. А. Галкиной (1946), либо являются сложной системой, имеющей вид разветвленной сети (болотный макроландшафт), причем все (или почти все) массивы этой сети относятся к типу болот-логов.

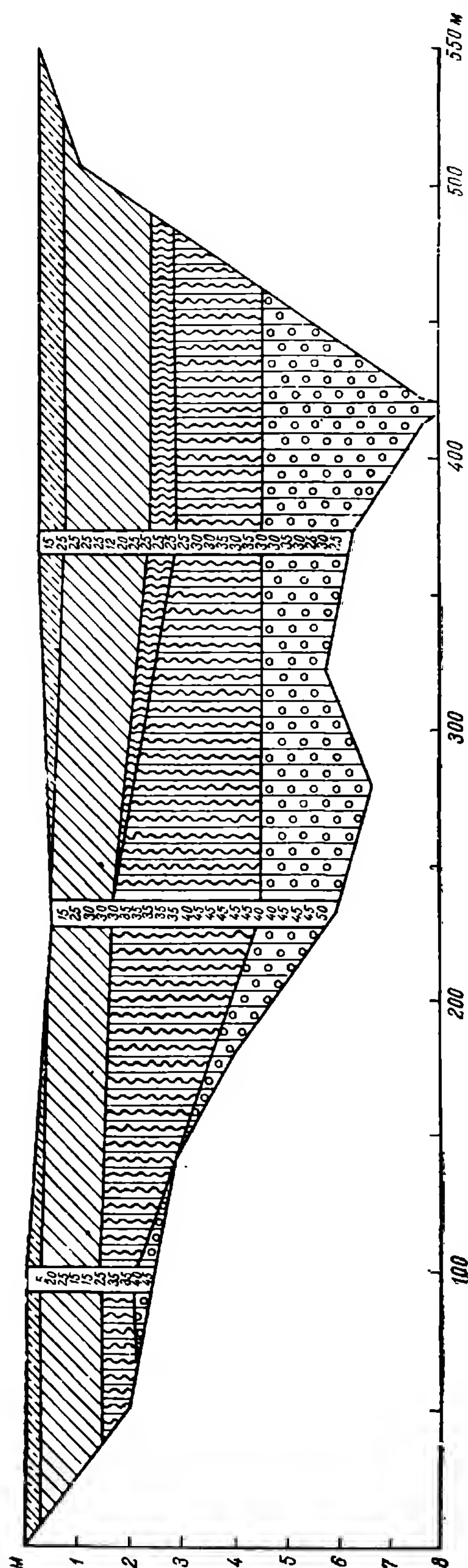
Массивы-лога занимают как понижения среди камов и холмов основной морены, так и впадины по склонам этих холмов, а в местах выходов горных пород они нередко располагаются во впадинах, идущих вдоль подножья сельг.

К третьему варианту болотных массивов сточных котловин мы относим *болота сточных котловин-логов, расположенные во впадинах со значительным уклоном дна.*

Обычно они встречаются в районах выхода горных пород. Нами были описаны болота этого типа как в бедных, так и в богатых условиях среды. В первом случае основная часть площади болотных массивов покрыта олиготрофной растительностью. Здесь господствуют сосна (f. *litwinowii*), болотные кустарнички, пушица влагалищная, *Sph. fuscum*, *Sph. angustifolium*. В пониженной части массива, вдоль топи, где сохраняются условия наилучшей проточности и питания, растительный покров имеет мезотрофный характер. Основными ценозообразователями здесь являются *Carex inflata* Huds., *C. lasiocarpa* Ehrh., *Sph. balticum* Russ. Иногда по такому топяному фону разбросаны кочки со *Sph. angustifolium*, *Sph. magellanicum*, болотными кустарничками, вахтой; кое-где на этих кочках растет сосна. Ширина топяной полосы колеблется в пределах от 25 до 100 м.

Залежь в олиготрофных частях болот-логов рассматриваемого варианта смешанная, пушицево-сфагновая лесная (рис. 4, краевые части). Верхняя половина такой залежи сложена верховыми пушицево-сфагновым, фускум- или магелланикум-торфами. Эти торфа были отложены, примерно, теми же ценозами, которые мы видим на массивах в настоящий момент. Хотя такие торфа и нельзя назвать древесными, все же кора деревьев и пни встречаются в них. Нижняя часть залежи сложена низинными древесными торфами (сосновым, древесно-пушицевым и др.).

Под участками мезотрофной топи (рис. 4, центральная часть) до самого верха преобладают низинные и переходные торфа; в целом такую торфяную залежь можно назвать низинной топяно-лесной. Основная часть ее образована низинными древесно-



травяными торфами, например древесно-тростниковым, древесно-осоковым и т. п. Эти торфа прикрыты сверху небольшим слоем топяных переходных торфов. Интересно отметить, что остатки почти всех растений, встречающихся в настоящее время на топяном участке, отсутствуют в верхних слоях залежи, что свидетельствует о быстрой смене растительности в топях в последние этапы развития болот-логов. Степень разложения торфов на массивах этого типа повышается от поверхности ко дну болота; так, в верхних слоях она не превышает 5—10%, в нижних достигает 45—50%.

Общий топяно-лесной характер залежи объясняется тем, что массивы, о которых идет речь, расположены в местностях с сильным уклоном поверхности, что обеспечивало с начала их существования условия хорошей проточности и относительно богатого питания. Оба эти обстоятельства, особенно первое, способствовали развитию древесного яруса на болотах (Лопатин, 1947), отложившего лесные и лесо-топяные торфа. Впоследствии, в силу ухудшения стока и уменьшения проточности, растительные группировки лесного типа сменились такими группировками, в которых древесный ярус перестал иметь первостепенное значение, а именно травяными и травяно-моховыми, которые откладывали топяные торфа.

Гораздо чаще встречаются в исследованных нами районах средней Карелии болота-лога этого же варианта, но находящиеся на евтрофно-мезотрофной фазе развития и расположенные в условиях богатого водно-минерального питания. Современный растительный покров этих болот довольно разнообразен по своему составу, но, несмотря на это, у него может быть установлен и ряд общих черт. В целом, растительные группировки и их сочетания здесь сходны с таковыми же болот первого варианта.

Торфяная залежь этих болотных массивов низинная, лесо-топяная, реже древесно-травяная. В последнем случае залежь целиком сложена древесно-осоковым, древесно-тростниковым или другими, подобными им, торфами. На болотных массивах с лесо-топяным стро-

Рис. 5. Стратиграфический профиль торфяной залежи болота-лога со значительным уклоном дна (поперечный разрез), находящегося в евтрофно-мезотрофной фазе развития.

Цифры в столбиках — степень разложения торфа (в %).

ением залежи центральные топяные участки подстилаются залежью, у которой топяная часть сложена осоковыми или осоково-тростниковым торфами со степенью разложения 15—25%. Если в современном растительном покрове мочажин развиты гипновые или сфагновые мхи, то поверхностный слой залежи сложен осоково-сфагновыми или осоково-гипновыми торфами. Вся остальная часть залежи состоит из древесно-тростникового и древесного торфов со степенью разложения 35—45% (рис. 5). Таким образом, современная растительность топяных участков находит свое отражение в составе верхних слоев торфа. В частности, остатки тростника, осок, мхов, если эти растения есть в мочажинах, образуют верхние слои залежи. Что касается залежи под грядами или кочками, расположенными на топяном фоне, то она идентична с залежью под мочажинами, исключение составляют лишь верхние 25 см, сложенные сфагновыми переходными или осоковыми переходными торфами. Нижняя, лесная

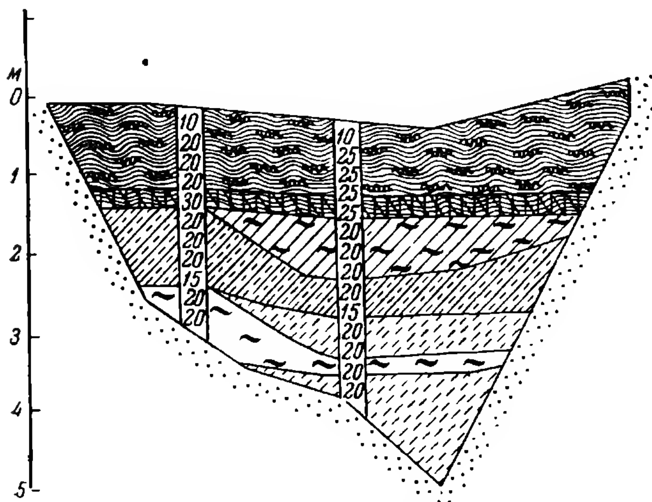


Рис. 6. Стратиграфический профиль торфяной залежи болота-лога со слабым уклоном (поперечный разрез), находящегося в мезотрофно-олиготрофной фазе развития.

Цифры в столбиках — степень разложения торфа (в %).

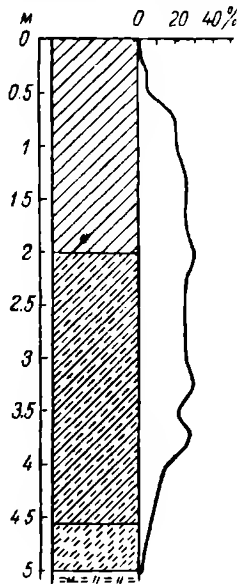


Рис. 7. Строение торфяной залежи на болоте-логе с пологим дном, находящемся в евтрофной фазе развития, под мочажиной с шейхцерией, осокой свинцовозеленой, пузырчаткой.

Кривая справа — степень разложения торфа.

часть залежи сложена ольховым, березовым или березово-тростниковым торфами, т. е. торфами, отложенными в условиях богатого питания.

Торфяная залежь под окраинными облесенными участками болот-логов также образуется в условиях низин и относится к группе древесно-травяных залежей. Она почти нацело сложена древесно-тростниковым или древесно-осоковым торфами. Лишь верхние 25 см залежи на этих участках образованы топяными низинными или переходными торфами, отражающими состав современной травяно-моховой растительности данного участка болотного массива.

В четвертом варианте болот, занимающих сточные котловины, мы рассматриваем б о л о т а с т о ч н ы х к о т л о в и н - л о г о в с п о л о г и м д н о м. Это болотные массивы, расположенные в узких длинных логах, встречающихся в камовом ландшафте и среди холмов основной морены, т. е. в условиях более пологой местности, нежели в случае болот третьего варианта. Были описаны как евтрофные, так и олиготрофные массивы этого типа, из них олиготрофные болота либо находятся с первых моментов своего развития в бедных условиях водно-минерального питания, либо оказываются в таковых относительно недавно. Заметим, что в данной статье мы рассматриваем лишь такие болота, где поселение олиготрофной растительности произошло в последние этапы развития болотного массива. Хотя такие массивы и расположены в бедной песчаной местности, но на них заметны выходы ключей, которые и обеспечили в свое время хорошие условия для существования евтрофных растений.

Современный растительный покров олиготрофных болот четвертого варианта очень напоминает таковой олиготрофных болот третьего варианта, но строение торфяной за-

Варианты	Болота группы типов сточных котловин	Геоморфологический характер местности, окружающей болота	Форма и размер котловины	Уклоны дна котловины	Растительный покров болот	Характер торфяной залежи
I	Болота типичных сточных котловин.	Холмистый ландшафт основной морены.	Веероводная форма, дл. 1—3 км, шир. 1—1.5 км.	0.009—0.001	Преобладают евтрофные растительные группировки топяного характера: травяные и травяно-моховые (евтрофно-мезотрофная фаза).	Низинная осоковая залежь; по окраинам — древесно-травяная или травяная. Мощность 3—6 м.
II	Болота пологих сточных котловин.	Камовый ландшафт.	Сходны с предыдущими.	0.0007—0.0004	Преобладают олиготрофные растительные группировки, моховые и травяно-моховые (мезотрофно-олиготрофная фаза развития).	Верховая залежь; под грядами пушицево-сфагновая или сфагновая, под мочажинами шейхцериево-сфагновая или пушицево-сфагновая мочажинная. Мощность 1—2 м.
III	Болота сточных котловин-логов со значительным уклоном дна.	Область денудационно-тектонических форм рельефа.	Лентовидная форма, дл. несколько км, шир. 100—300 м.	0.01 *	Характерны ценозы олиготрофные, древесно-мохового типа; либо евтрофные травяного и травяно-мохового типов.	Смешанная пушицево-сфагновая, лесная залежь, мощность 2—3 м; либо низинная, топяно-лесная залежь, мощность 1.5—8 м.
IV	Болота сточных котловин-логов с пологим дном.	Камовый ландшафт и холмистый ландшафт основной морены.	Сходны с предыдущими.	0.009 *	Характерны олиготрофные ценозы древесно-мохового типа; либо евтрофные травяного и травяно-мохового типов.	Смешанная травяно-моховая залежь, мощность 2—5 м; либо низинная осоково-гипновая залежь, мощность 2—5 м.

* Точных сведений об уклонах дна болот III и IV вариантов нет.

лежи у них совсем иное. Такую залежь (рис. 6) можно назвать смешанной травяно-моховой, тогда как на болотах третьего варианта под участками с олиготрофной растительностью мы имели смешанную пушицево-сфагновую лесную залежь.

Верховая часть травяно-моховой залежи сложена пушицево-сфагновым (со *Sph. magellanicum*) торфом, а низинная — различными торфами травяно-моховой и моховой групп. Топяной характер залежи объясняется тем, что на массивах-логах с пологим дном никогда не было хороших условий проточности, необходимых для развития и роста деревьев. Очевидно, что эти условия начали создаваться лишь в последнее время, так как в настоящий момент бóльшая часть площади болотных массивов-логов, достигшая мезотрофно-олиготрофной фазы развития, облесена сосной. Степень разложения торфов в топяной залежи меньше, чем в топяно-лесной, и достигает 20—25%, почти не изменяясь от слоя к слою.

Евтрофные болота четвертого варианта по характеру растительности очень напоминают евтрофные болота третьего варианта, но благодаря тому, что они расположены в условиях пологой местности, их залежь имеет топяное строение, а не топяно-лесное, как у болот третьего варианта. На исследованных массивах была отмечена осоково-гипновая низинная залежь, сложенная осоковым и осоково-гипновым торфами (рис. 7). Степень разложения торфов в такой залежи равна 20—30% и распределяется довольно равномерно по всей ее глубине, только в самых нижних слоях она падает до 5%.

Относительно взаимосвязи между растительным покровом этих болот и составом их торфов справедливы те же положения, что и для болот первого варианта. Следует отметить, что и растительность, и торфяная залежь евтрофных болотных массивов-логов этого варианта очень сходны с таковыми типичных сточных котловин (сравните рис. 1 и 7). Но, как правило, осоково-гипновые и гипновые торфа играют в их торфяной залежи бóльшую роль, нежели в залежи болотных массивов типичных сточных котловин.

Все сказанное нами о болотах группы сточных котловин можно кратко обобщить в виде приводимой нами таблицы.

Выводы

1. Руководствуясь признаками растительного покрова болотных массивов, можно предугадать примерное строение торфяной залежи. При этом необходимо учитывать весь комплекс природных условий, в которых протекает развитие данного болотного массива — геологию, геоморфологию, гидрологию местности, где расположен массив, а также форму болотной впадины, уклоны ее дна и прочие условия. Эти факторы, определяющие тот или иной водно-минеральный режим болотного массива, оказывают влияние на растительный покров и формирование торфяной залежи.

2. Физиономически сходные природные участки, но расположенные на массивах различных типов, могут иметь различную торфяную залежь.

3. Участки массивов с явно выраженными грядово-мочажинными комплексами могут иметь как комплексное, так и однородное строение залежи. Комплекс торфов, выраженный почти на всю глубину залежи или больше чем наполовину, наблюдается на массивах типа пологих сточных котловин. Строение залежи под грядами не отличается от таковой под мочажинами на болотах типичных сточных котловин и болотах-логах III и IV вариантов, проходящих евтрофно-мезотрофную фазу развития.

4. Торфообразующая роль различных растений-доминантов не одинакова. Остатки древесных пород, пушицы, шейхцерии, тростника, некоторых осок, большинства видов мхов и другие всегда встречаются в торфяной залежи в значительном количестве; остатков же таких растений, как пухонос, осока топяная, молиния, мхи *Chrysohypnum stellatum* и *Chr. protensum* и другие, в залежи изученных болот почти нет.

Вопрос об интенсивности распада различных видов растений при их оторфовывании является очень важным, но разработан еще очень слабо и подлежит дальнейшему детальному изучению.

Литература

Абрамова Т. Г. (1947). Растительный покров как показатель некоторых свойств верхних слоев торфяной залежи. Вестн. ЛГУ, 5. — Абрамова Т. Г. (1951). Материалы к вопросу о связи между растительным покровом верхового болота и некоторыми свойствами верхних слоев его торфяной залежи. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 30, Геоботаника. — Абрамова Т. Г. (1954). О связи между растительным покровом болот и строением верхних слоев торфяной залежи. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 34, Геоботаника. — Бегак Д. А., С. Н. Тюремнов, Ю. В. Еркова, Л. Т. Кузнецова, М. М. Овсянникова. (1934). Технологическое исследование торфяного болота «Оршинский мох». Тр. Инсторфа, 14. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1936). Образование и развитие гряд и мочажин на болотах. Сов. бот., 6. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1945). Принципы генетической классификации торфов. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 15. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1956). О некоторых регрессивных

явлениях на верховых болотах. Сб. «Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». — Боч М. С. и Т. К. Юрковская. (1956). Об одном интересном типе болот Карелии. Бот. журн., 11. — Галкина Е. А. (1946). Болотные ландшафты и принципы их классификации. Сб. научн. раб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, выполн. в Ленинграде за три года Великой Отеч. войны (1941—1943). — Галкина Е. А. (1948). Применение аэросъемки при изучении болотных массивов. Тр. второго Всесоюзн. географ. съезда, *II*. — Галкина Е. А. (1953). Пути использования аэрофотосъемки в болотоведении. Бот. журн., 6. — Галкина Е. А. (1955). Болотные ландшафты лесной зоны. Географ. сб., *VII*. — Гребенщикова А. А. (1956). Малоразложившиеся торфяные залежи. Сб. статей по изучению торфяных месторождений. — Кац Н. Я. (1934). К изучению строения и методики учета торфоподстилочного слоя. Торф. дело, *1*. — Классификация видов торфа и торфяных залежей (1951). — Лопатин В. Д. (1947). О причинах безлесия болот. Вестн. ЛГУ, 9. — Пьявченко Н. И. (1953). К познанию природы грядово-мочажинных болотных комплексов карельского типа. Тр. Инст. леса, *XIII*. — Руофф З. Ф. (1934). Морфология и возраст прослоек в верхней толще сфагнового торфа среднерусских болот. Тр. Инсторфа, *14*. — Тихонова Р. П. (1955). Природные особенности болотных массивов сточных котловин средней Карелии. Тр. Карело-Финского филиала АН СССР, *III*. — Тюремнов С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Тюремнов С. Н. и Е. А. Виноградова. (1953). Геоморфологическая классификация торфяных месторождений. Тр. Моск. торф. инст., *II*. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. Сб. «Растительность СССР», *1*. — Широковская Е. А. (1947). Взаимосвязь между растительным покровом и поверхностным слоем торфяной залежи. Торф. промышл., 8. — Cajander A. K. (1913). Studien über die Moore Finnlands. — Lukkala O. I. (1920). Studien über das Verhältnis zwischen dem Moortypus und dem Oberflächentorf der Moore. Acta forestalia fennica, *16*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 III 1957).

Т. К. Юрковская

О КЛЮЧЕВЫХ БОЛОТАХ КАРЕЛИИ

С 4 рисунками

Ключевые болота в Карелии не имеют широкого распространения, но они представляют несомненный интерес в научном и практическом отношении.

В русской литературе ключевым болотам уделялось очень мало внимания. До сего времени работа И. Д. Богдановской-Гиенэф (1926) остается наиболее полным источником, специально посвященным изучению ключевых болот; в этой же работе сведена и почти вся существующая по этому вопросу иностранная литература. Несколько позже, в 1930 г., вышла работа Ф. В. Самбука, в которой автор подробно рассматривает растительный покров и условия залегания ключевых болот Лужского района Ленинградской области. Этим почти исчерпываются литературные источники по ключевым болотам. Кроме того, имеются указания на их формирование в работах Г. И. Танфильева (в 1895 г., 1900), В. Н. Сукачева (1926), В. С. Доктуровского (1935).

Для ключевых болот Карелии имеются лишь краткие сведения об их растительности (Цинзерлинг, 1934). Сейчас нами дается характеристика ключевых болот Карелии на основании изучения их в Кондопожском, Петровском, Беломорском, Медвежьегорском и Сегозерском районах в течение летних периодов 1951—1954 гг.

Исследованные нами болота, если следовать классификации Стеффена (Steffen, 1922, цитировано по Богдановской-Гиенэф, 1926), относятся к двум группам: ключевым висячим болотам и ключевым буграм.

Ключевые висячие болота. Ключевые висячие болота располагаются на склонах озерных и речных террас. Они бывают вытянуты вдоль склона, в направлении с северо-запада на юго-восток, что совпадает с направлением других форм рельефа средней Карелии.

Болота этого типа имеют слабо выпуклую поверхность, сильно наклонную от высокого берега в сторону водоприемника. Уклон дна следует направлению склона террас. Дно болот большею частью песчаное, но местами может быть и глинистое.

Водно-минеральное питание болот этого типа осуществляется за счет ключевых и обильно выклинивающихся грунтовых вод, а также поверхностно-сточных вод бесрусловых потоков.

Особенности водно-минерального питания резко сказались на растительности этих болот: относительное богатство питания обусловливает преобладание евтрофных ра-

стительных группировок; неравномерное распределение воды (часто ключевые воды идут отдельными потоками, отдаленными друг от друга) приводит к продольно-пятнистому расположению растительности, особенно травянистой (см. описание растительности болота «Чудсеное»).

Растительность распределяется обычно следующими поперечными полосами: у коренного берега и в нижней части склона располагаются лесные болотные ценозы или сильно облесенные моховые, центральные же части болота заняты слабо облесенными или безлесными травяно-гипновыми, реже травяно-сфагновыми ценозами. Для растительного покрова ключевых висячих болот характерны специфичные виды растений: в моховом покрове — *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus vernicosus*, *Paludella squarrosa* и др.; в травяном — *Carex diandra*, *Rumex acetosa*, *Saxifraga hirculus* и некоторые другие. Ель образует на ключевых болотах особую форму с поникшей верхушкой — *Picea excelsa* Link f. *palustris* Berg.

И. Д. Богдановская-Гиенэф (1926) отмечала указанные виды в качестве характерных для ключевых болот Ленинградской области, а также Германии, Дании, Финляндии, Швеции.

Торфяная залежь болот этого типа глубокая, максимальная глубина свыше 6 м. Залежь относится к низинному топяно-лесному виду. Нижние слои торфяной залежи образованы древесными, древесно-моховыми и древесно-травяными группами низинных торфов с высокой степенью разложения (40—50% и выше). Верхние слои сложены различными видами низинных топяных торфов со средней степенью разложения (от 15 до 30%). Мощность топяных и лесных торфов и их соотношения зависят от условий стока: чем лучше сток, тем тоньше слой топяных торфов, и наоборот. Торфы отличаются сильной примесью соединений железа, которые встречаются нередко и в виде отдельных включений.

Водопроводящая сеть представлена проточными топями и водными жилами напорной (ключевой) воды (терминология Богдановской-Гиенэф, 1948, 1953).

Приводимые ниже описания болот этого типа подтверждают все сказанное выше на конкретных примерах.

Болото «Ключевое», на верхней террасе р. Летняя. Болото вытянуто в направлении с северо-запада на юго-восток, береговая линия слабо изрезанная, площадь 75 га, поверхность имеет уклон к нижней части террасы; дно массива песчаное, местами каменистое.

Болото находится на смешанной (евтрофно-мезотрофной) фазе.

Растительность болота чрезвычайно разнообразна, одни ассоциации и комплексы ассоциаций сменяют другие. Это разнообразие растительности вызвано особенностями водного питания (наличием ключей), а также имеющимися на болоте минеральными островами. Центральную часть болота занимает своеобразный комплекс, издали создающий впечатление прозрачной березовой рощи; этот комплекс состоит из двух ассоциаций: на повышениях — асс. Betula verrucosa—Betula nana—Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii, здесь же растет *Saxifraga hirculus* (типичный представитель ключевых болот), а в понижениях — *Carex diandra* и *C. chordorrhiza* по гипновому ковру (*Paludella squarrosa*, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus vernicosus*, *Helodium lanatum*, *Ciriphyllum cirrosum*, — все это в диффузной смеси). Этот центральный комплекс к северу сменяется осоковой топью с *Carex lasiocarpa*, *C. diandra* с высоко стоящей водой. К югу и западу он сменяется другим комплексом, где по ровному пространству, занятому асс. Eriophorum latifolium—Trichophorum caespitosum—Drepanocladus vernicosus, разбросаны редкие кочки со *Sphagnum fuscum*, сосной и кустарничками. В южной части в этом комплексе единично встречаются береза и ель (с поникшей верхушкой), что также характерно для ключевых болот (Богдановская-Гиенэф, 1926). Вся южная оконечность и западный берег массива заняты ценозами асс. Sphagnetum pinosum, в которые местами довольно широкими языками заходит тростник. У восточного берега центральный комплекс сменяется ценозом, приуроченным в этом (центральном) комплексе к повышениям, — асс. Betula verrucosa—Betula nana—Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii.

Залежь глубокая, свыше 6 м, низинная, топяно-лесная. Древесный торф хорошо разложившийся, степень разложения 45—50%, топяные торфы со слабой степенью разложения, в среднем 25%, но встречаются прослойки и линзы с более высокой степенью разложения (рис. 1).

Грунтовое питание богатое, на болоте все время слышен шум ключевой воды, бегущей, вероятно, под поверхностью мохового покрова, так как на поверхность она нигде не выходит. Сток осуществляется путем фильтрации, а также поверхностно через осоковую топь в северной части болота. Внешним водоприемником является р. Летняя (рис. 1).

Болото у р. Пяля, на террасе р. Пяля, вытянуто вдоль склона, площадь 119 га, поверхность имеет уклон в сторону водоприемника; рельеф дна неровный, дно подстилается песками в более мелких местах и глинами в более глубоких.

Болото находится на смешанной (евтрофно-мезоолиготрофной) фазе развития, питание его осуществляется за счет грунтовых и ключевых вод, выклинивающихся из-под коренного берега.

Северная часть болота занята сосново-сфагновыми олиготрофными и мезотрофными ассоциациями и питается исключительно фильтрующимися грунтовыми водами. В остальной части болото занято евтрофными ассоциациями, характерными для ключевых болот. Вдоль западного и восточного краев этой части болота узкими полосами располагаются мозаичные ценозы лесного типа. В древесном ярусе преобладают *Betula pubescens* и *Picea excelsa*, очень незначительна примесь ольхи, черемухи, осины; редкий подлесок образуют *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Juniperus communis*, *Ribes rubrum*, *Rosa cinnamomea*. Густые заросли тростника. Единично встречаются *Convallaria majalis*, *Cypripedium calceolus*. К центру эти полосы сменяются кустарничково-осоково-гипновыми ассоциациями — Salix rosmarinifolia—Carex lasiocarpa—Tomenthypnum

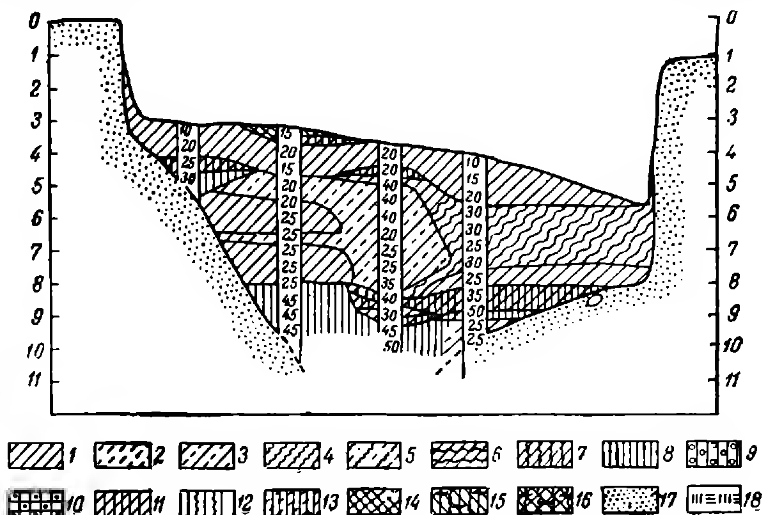


Рис. 1. Стратиграфический профиль торфяной залежи болота «Ключевое». Цифры в столбиках обозначают степень разложения растительной массы в процентах.

1 — осоковый низинный торф; *2* — гипновый низинный торф; *3* — осоково-гипновый низинный торф; *4* — травяной низинный торф; *5* — травяно-гипновый низинный торф; *6* — пушицево-осоковый низинный торф; *7* — осоково-тростниковый низинный торф; *8* — древесный низинный торф; *9* — березовый торф; *10* — сосновый низинный торф; *11* — осоково-древесный низинный торф; *12* — древесно-тростниковый низинный торф; *13* — гипново-древесный низинный торф; *14* — осоковый переходный торф; *15* — тростниково-древесно-сфагновый переходный торф; *16* — осоково-тростниково-сфагновый переходный торф; *17* — песок; *18* — глина.

nitens и Betula nana—Carex lasiocarpa—Carex limosa—Tomenthypnum nitens с единично встречающимися деревьями березы. Здесь же находим: *Saxifraga hirculus*, *Polygonum bistorta*, *Eriophorum latifolium*.

Центральную часть болота занимают осоково-гипновые ассоциации: Carex lasiocarpa—Tomenthypnum nitens и Carex limosa—Tomenthypnum nitens.

В этой части болота слышен беспрерывный шум ключей, однако на поверхность они не выходят. Сток осуществляется в р. Пяля.

Залежь низинная, топяно-лесная. Максимальная глубина залежи — более 6.25 м, средняя — 4.5 м. Лесные и лесотопяные торфы имеют высокую степень разложения — 45—50%; средняя степень разложения топяных торфов — 25% (рис. 2).

Болото «Чудесное», на одной из террас к оз. Петровогорскому, вытянуто вдоль высокого берега с северо-запада на юго-восток, площадь 20 га, поверхность наклонена в сторону водоприемника, дно песчаное, местами каменистое, питание осуществляется за счет грунтовых и ключевых вод, выклинивающихся из-под коренного берега.

Болото находится на евтрофной фазе развития. Оно почти лишено древесной растительности, встречаются лишь единичные всходы березы высотой 15—20 см и отдельные высокие деревья вдоль ручья. Болото занято травяно-гипновыми ассоциациями. Моховой покров состоит из пестрой смеси гипновых мхов (*Cinclidium stygium*, *Drepanocladus intermedius*, *Campylium stellatum*, *Paludella squarrosa* и некоторых других) с небольшой примесью сфагнов: *Sphagnum acutifolium*, *Sph. contortum*, *Sph. teres*.

Травяной покров носит пятнистый характер: пятна зарослей *Rumex acetosa* чередуются с зарослями *Carex diandra* и т. п. Всюду равномерно растут *Equisetum heleocha-*

ris и *Eriophorum latifolium*; то группами, то отдельными экземплярами встречается *Saxifraga hirculus*. По направлению к высокому берегу увеличивается роль сфагнов в моховом покрове, появляются сфагновые кочки. В настоящее время на болоте производится косьба, и это, по-видимому, сильно отразилось на растительности болота,

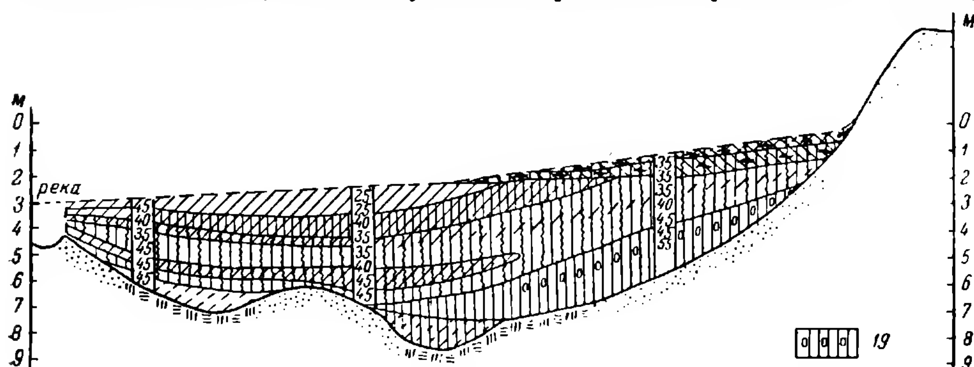


Рис. 2. Стратиграфический профиль торфяной залежи болота у р. Пяля.

Обозначения те же, что и на рис. 1; *19* — ольха.

в первую очередь на его облесенности, во всяком случае отсутствие древесной растительности вдоль восточного берега болота — несомненно дело рук человеческих, так как торфяная залежь в этой части до самого верха сложена древесным торфом.

В остальной своей части залежь топяно-лесная. Максимальная глубина залежи 6 м. Древесный торф хорошо разложившийся — 30—40%, а в краевой части болота нижние слои имеют

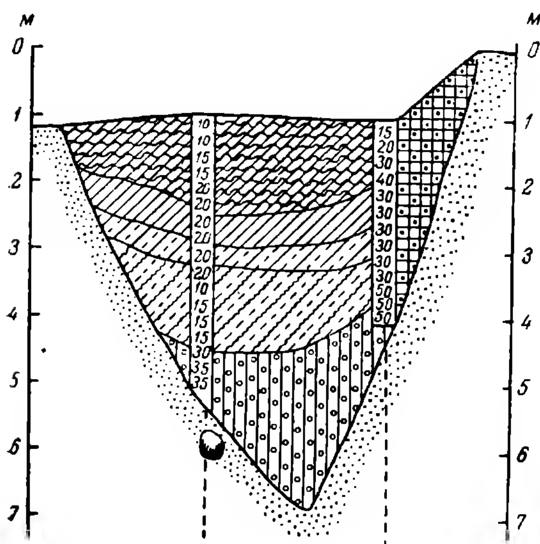


Рис. 3. Стратиграфический профиль торфяной залежи болота «Чудесное».

Обозначения те же, что и на рис. 1.

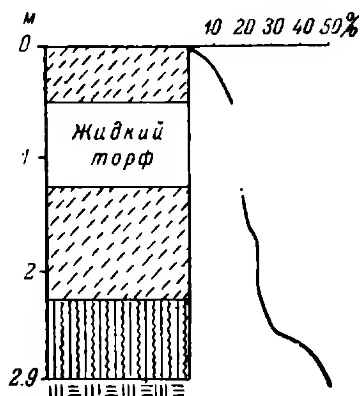


Рис. 4. Стратиграфический разрез через центр ключевого бугра.

Обозначения те же, что и на рис. 1. *Кривая справа* — степень разложения в процентах.

степень разложения 50—60%. Степень разложения топяных торфов 15—20% (рис. 3).

Сток осуществляется в оз. Петровогорское через ручей, текущий в северо-западной части болота. В этот ручей впадает несколько ключей, текущих по болоту, и он же собирает избыток воды, скопляющийся на болоте. Кроме того, несколькими протоками болото «Чудесное» связано с другими болотами, лежащими на ниже расположенной террасе.

Ключевые бугры. Ключевой бугор был встречен нами только однажды, на неключевом, сильно облесенном болоте, расположенном на склоне к р. Пигма в Кондо-

пожском районе. Это был небольшой выпуклый бугор диаметром 15 м. Бугор окружен узким кольцом из *Betula pubescens*, вдоль нижнего края бугра густая кайма *Carex diandra*. Моховой покров разорванный, из мхов преобладает *Campylium stellatum*. В травяном покрове, кроме *Carex diandra*, обильно растет *Saxifraga hirculus*, рассеянно — *Triglochin palustris*, *Stellaria crassifolia*, *Carex inflata*.

Торфяная залежь сильно насыщена водой, максимальная глубина ее 3 м. Нижний слой залежи образован древесно-тростниковым, сильно разложившимся торфом, выше идет средне разложившийся гипновый торф, над ним прослойка очень жидкого торфа и у поверхности — опять гипновый слабо разложенный торф (рис. 4). Дно бугра подстилается глинами.

Итак, на территории Карелии нами были исследованы две группы ключевых болот — ключевые бугры и ключевые висячие болота, — это категории разного порядка. Ключевые висячие болота развиваются, как самостоятельные болотные массивы (болотные мезоландшафты, по Галкиной, 1946). Ключевые бугры являются лишь составной частью какого-либо болотного массива (не ключевого). Ключевой бугор представляет собой один биогеоценоз (микроландшафт, по Галкиной, 1946), который во взаимосвязи с другими биогеоценозами образует болотный массив (мезоландшафт).

Ключевые болота всегда располагаются на склонах. Бо́льшая часть из них находится на смешанной фазе развития, они имеют низинную топяно-лесную залежь и часто евтрофную растительность. Значительная часть их произошла путем заболачивания леса, и долгое время их поверхность была занята лесными болотными ассоциациями, которые отложили лесные и лесо-топяные торфы. Эволюция растительности ключевых болот идет от лесных ассоциаций к безлесным, но каково соотношение роли человека и роли естественных сил в этой эволюции не всегда ясно. Наименее изученной осталась водопроводящая система ключевых болот, особенно ключевых бугров.

На висячих ключевых болотах необходимо закладывать, помимо поперечного профиля, продольный профиль вдоль всего болота параллельно склону. Это даст возможность выяснить пока еще не изученное распределение и характер водных жил, а также зависимость от этих последних распределения растительности. Неизвестным остается также и возраст карельских ключевых болот.

В заключение мне хочется поблагодарить сотрудников Карельской болотной экспедиции А. А. Белову, М. С. Боч, Г. А. Елину, Н. В. Лебедеву, Н. И. Ронконен и Р. П. Тихонову, принимавших участие в исследовании ключевых болот Карелии.

Литература

Богдановская-Гиенэф И. Д. (1926). Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губ. Журн. Русск. бот. общ., 3—4. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1948). К вопросу о движении воды в верховых болотах. Вестн. ЛГУ, 8. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1953). Типы внутризалежной воды. Тр. Гос. гидролог. инст., *39* (93). — Галкина Е. А. (1946). Болотные ландшафты и принципы их классификации. Сб. научных работ Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943 гг.). — Доктуровский В. С. (1935). Торфяные болота. — Самбук Ф. В. (1930). Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна реки Облы, притока реки Луги. Тр. Бот. муз. АН СССР, *XXII*. — Сукачев В. Н. (1926). Болота, их образование, развитие и свойства. — Танфильев Г. И. (1895). Болота и торфяники Полесья. — Танфильев Г. И. (1900). Болота и торфяники. — Цинзерлинг Ю. Д. (1934). География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Тр. геоморфолог. инст. АН СССР, 4.

Институт биологии Карельского филиала Академии наук СССР, Петрозаводск.

(Получено 9 V 1957).

В. Ф. Шамурин

СУТОЧНАЯ РИТМИКА И ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

С 10 рисунками

Вопросы экологии и суточной ритмики цветения и опыления растений недостаточно изучены.

Под экологией цветения и опыления растений мы, вслед за А. Н. Пономаревым (1957), понимаем те взаимоотношения, которые возникают между цветком и внешней средой, влияния которой либо благоприятствуют опылению, либо отрицательно сказываются на нем. Суточную ритмику цветения нужно рассматривать как приспособление растений к опылению: цветки энтомофилов бывают открыты или распускаются в то

время суток, когда имеются опыляющие их насекомые, а у ветроопыляемых растений суточная ритмика цветения способствует эффективному переопылению при наиболее благоприятных условиях внешней среды.

Зависимость цветения от смены дня и ночи была известна еще Линнею (Linné, 1751). Важно указать, что определенная правильность в распускании цветков была установлена лишь для тех растений, цветки которых сравнительно одновременно распускаются в одно и то же время суток. Указания на время открывания и закрывания таких цветков можно найти и у Кернера (1902), и в сводке Кнута (Knuth, 1898—1905), а также и у ряда современных авторов, например у И. Н. Оловянниковой (1949). Однако о большой группе растений, цветки которых распускаются не столь дружно, создалось впечатление, что распускание их цветков не приурочено к какому-либо определенному времени, а происходит независимо от смены дня и ночи. В классической литературе о распускании цветков таких растений нет никаких указаний. Отдельные сведения появились лишь недавно. В работе А. А. Казаковой (1950) приведена кривая, показывающая ход распускания цветков лука в течение дня. Некоторые данные имеются в работах А. Н. Пономарева (Пономарев и Букина, 1953, 1954а, 1954б, 1957).

Механизмам распускания цветков посвящено много работ. Интимной, физиологической стороной движений растений занимались виднейшие физиологи и ботаники, такие, как Сакс, Ч. Дарвин и Ф. Дарвин, Пфеффер, Де-Фриз, Фиттинг, Ленешкин и многие другие; обобщение результатов их трудов дали Л. Йост (1914), С. П. Костычев — Ф. Вент (1933) и E. Bünning (1948). В то же время работ, касающихся специально экологии цветения, сравнительно не много. Среди них заслуживают особого внимания исследования, которые провели Голдсмит и Хафенрихтер (Goldsmith a. Hafenrichter, 1932) почти над 100 видами цветковых растений. Интересна постановка вопроса о движениях цветков, к которым они подходят, подобно Дарвину (Дарвин Ч. и Ф. Дарвин, 1880) с эволюционной точки зрения, замечая, что «частая встречаемость движений цветков указывает на их экологическое значение и эволюционное и адаптивное развитие» (стр. 4). Привлекает в этой работе сочетание экологических, полевых исследований с физиологическими, лабораторными; очень ценным является обзор работ по движениям у цветков. Сводка Куглера (Kugler, 1955), носящая название «Введение в экологию цветка», касается лишь связи цветков с насекомыми, т. е. биологии цветка в нашем понимании. Вопросы экологии цветения подняты в последнее время в упомянутых выше работах А. Н. Пономарева.

Недостатком сведений о суточной ритмике и экологии цветения и вызвана наша работа, выполненная под руководством А. Н. Пономарева в Троицком учебно-опытном хозяйстве Челябинской области летом 1953 г.

Исследования касались суточной ритмики цветения растений в зависимости от погодных условий. При этих наблюдениях на отмеченных этикетками особях или соцветиях подсчитывалось количество вновь распустившихся цветков за определенные промежутки времени. Одновременно на уровне цветущих частей растения измерялись температура и относительная влажность воздуха с помощью аспирационного психрометра Асмана.

В наблюдениях за влиянием света на ритм цветения растений применялись темновые камеры. Кроме этого, известное внимание было уделено также некоторым особенностям биологии цветения.

Наблюдениями было охвачено около 30 видов из 15 семейств. У изученных нами растений наблюдалось 4 типа суточной ритмики распускания цветков, а именно: утренний тип, дневной, вечерний и ночной. Необходимо подчеркнуть, что при этой классификации во внимание принимается время распускания цветков, а не тот период суток, в течение которого они бывают открыты. Так, например, цветки смолевки распускаются вечером и поэтому относятся к вечернему типу, хотя остаются открытыми на протяжении всей ночи.

Растения с дневным типом распускания цветков составляют, по-видимому, самую большую группу. Типичным примером растений этой группы может служить *Salvia stepposa* Des.-Schost. Наблюдения, проведенные 24 VI в умеренно теплый день с более или менее нормальным ходом температуры, дают обычную картину распускания цветков шалфея в течение дня. Дневной ход распускания цветков графически представляет собой одновершинную кривую (рис. 1) с максимумом распустившихся цветков около 12 часов. Распускание цветков начинается с 5—6 часов, с 8 до 12 часов количество распустившихся цветков резко увеличивается, после полудня начинается постепенное падение числа их, и к 22 часам распускание цветков почти прекращается. В общем кривая распускания цветков идет параллельно ходу температурной кривой. Приблизительно такой же ход распускания цветков наблюдается и у *Phlomis tuberosa* L. (рис. 2). Распускание цветков зопника начиналось с 7—9 часов, достигая максимума к 15 часам, и заканчивалось в 21—23 часа.

Наблюдения, проведенные над *Onobrychis arenaria* L. и *Genista tinctoria* L., показали, что оба эти мотыльковые обладают типичным дневным ходом распускания цветков. Снижение интенсивности распускания цветков эспарцета (рис. 3) вызвал сильный дождь, длившийся с 12 до 13 часов и сопровождавшийся понижением температуры. Наблюдения несколько затруднялись также вмешательством пчел, так как они нередко

производили раскрывание цветков насильно, не дожидаясь отгибания флага, который развертывался только спустя некоторое время. Цветки дрока, по наблюдениям 29 и 30 VI, начинают распускаться в 6—8 часов, достигая максимума в околополуденные

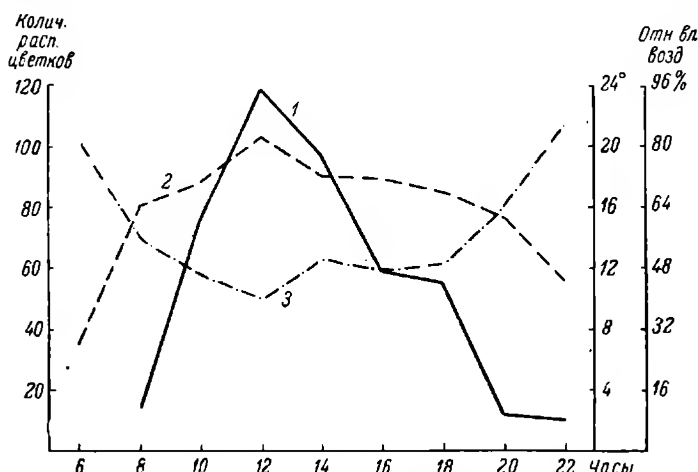


Рис. 1. Ход распускания цветков *Salvia stepposa* в умеренно теплый день 24 VI 1953.

1 — распускание; 2 — температура; 3 — относительная влажность воздуха.

часы. Опыление, так же как у эспарцета, шло очень интенсивно почти тотчас же после распускания цветков. По данным А. Н. Пономарева (1954а), дневным ходом распускания цветков обладает и еще один представитель мотыльковых — посевная люцерна.

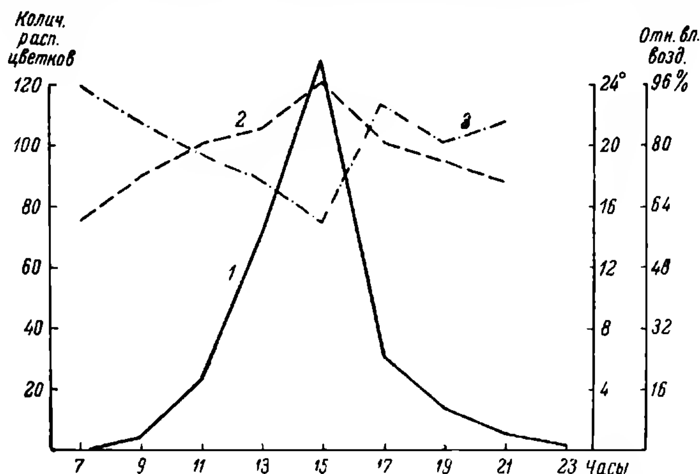


Рис. 2. Ход распускания цветков *Phlomis tuberosa* 30 VI 1953.

1 — распускание; 2 — температура; 3 — относительная влажность воздуха.

Можно предполагать, что большинство растений этого семейства обладает дневным ритмом распускания цветков.

По дневному типу шло распускание цветков *Veronica spuria* L. (рис. 4) и *V. incana* L., что, однако, нельзя распространить на весь род *Veronica*, ибо цветки *V. chamaedrys* L., по свидетельству А. Кернера, открываются в 9—10 часов, цветки *V. turnefortii* Gmel., по О. Кирхнеру, — еще на час раньше; закрываются цветки этих видов в 17—18 часов (цит. по Knuth, 1898—1905). Цветки наших вероник вели себя, как протерандричные, у *V. incana* встречались аномальные цветки с 3—4 тычинками вместо двух в норме.

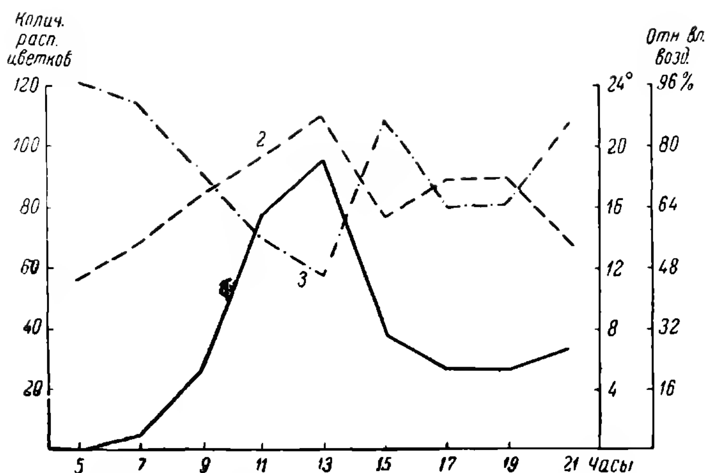


Рис. 3. Ход распускания цветков *Onobrychis arenaria* 2 VII 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха.

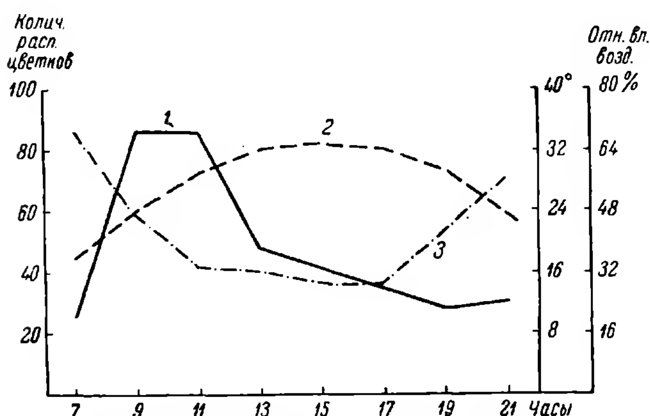


Рис. 4. Ход распускания цветков *Veronica spuria* 14 VII 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха.

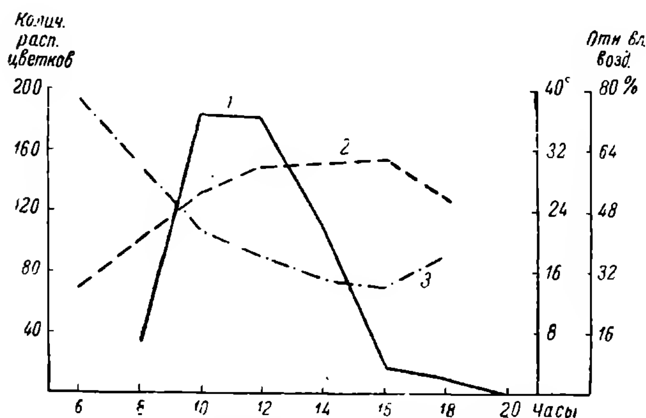


Рис. 5. Ход распускания цветков *Prionitis falcaria* 9 VIII 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха.

К числу растений с дневным типом распускания цветков относится и *Scabiosa ochroleuca* L. Не касаясь подробностей ритмики и биологии цветения скабиозы, об устройстве и функциях тесных головчатых соцветий-антодиев которой можно найти сведения у Письяуковой (1948), отметим только интересное приспособление у нее к перекрестному опылению. У *S. ochroleuca* протерандричен не только отдельный цветок, но все соцветие в целом. Выдвигание пестиков не происходит до тех пор, пока не распустятся и не отпылят все цветки антодия, что занимает 4—5 дней. Кроме экземпляров с обоеполыми соцветиями, встречались экземпляры с женскими соцветиями. К группе растений, цветки которых распускаются днем, принадлежат также: *Sedum maximum* Sut., *S. purpureum* (L.) Schult, *Campanula bononiensis* L., *Prionitis falcaria* Dum. (рис. 5) и *Peucedanum lubimenkoanum* Kot.

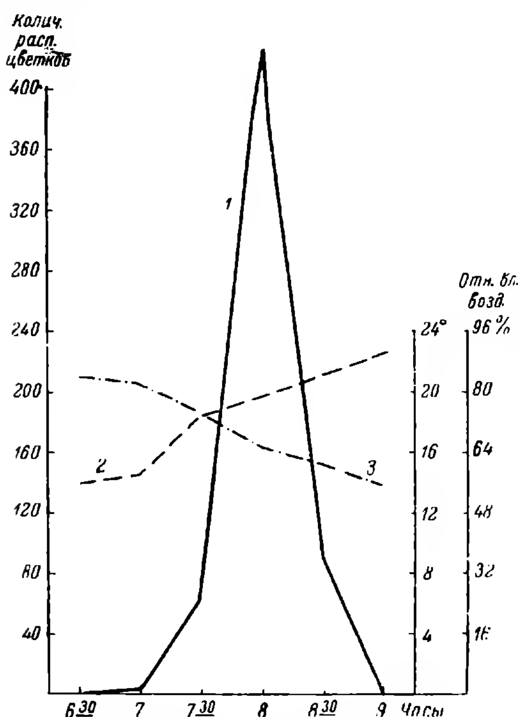


Рис. 6. Ход распускания цветков *Limonium gmelini* I VIII 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха.

Рассмотрение хода **распускания цветков утреннего типа** можно начать с *Limonium gmelini* Ktze. При беглом наблюдении создается впечатление, что лилово-сиреневые цветки кермека цветут непрерывно в течение суток. Однако при ближайшем знакомстве оказалось, что цветки этого типичного степняка распускаются утром в течение одного-двух часов. На рис. 6 показан ход распускания цветков, зафиксированный утром 1 VIII. До 7 часов отгибание лепестков шло слабо, но с 7 часов, когда из-за облаков показалось солнце, раскрывание пошло стремительно, и за полчаса раскрылась основная масса цветков. Уже к 14—15 часам бо́льшая часть распустившихся цветков завядает, а к 20 часам завядают все цветки. Таким образом, продолжительность цветения отдельного цветка кермека колеблется от 6 до 12 часов. Опыление идет интенсивно, начинаясь тотчас же после распускания цветков.

В утренние часы происходит распускание цветков *Sisymbrium loeselii* L. (рис. 7). Подобно гулявнику, но еще раньше, в 6 часов, распускались цветки *Papaver somniferum* L. Благодаря большой сухости воздуха и интенсивности опыления, ко второй половине дня лепестки мака уже облетали. Ежедневно около 8 часов открывались и закрывались в 16—17 часов цветки *Eschscholtzia californica* L., причем срок жизни отдельного цветка составлял 3 дня. По Кернеру (1902), продолжительность цветения отдельного цветка эшольции составляет 5 дней, а Голдсмит и Хафенрихтер (Goldsmith a. Hafenrichter, 1932) дают цифру в 4—6 дней; различие объясняется, по-видимому, очень жаркой и сухой погодой, которая стояла в дни наших наблюдений, показавших меньшую продолжительность периода цветения.

Рано утром начинают распускаться цветки *Plantago stepposa* Kupr. и *P. maxima* Juss. Распускание резко протогиничных цветков подорожников, при котором происходит отгибание лепестков и освобождение тычинок, началось, по наблюдениям 22 VI, с 5 часов, максимум распустившихся цветков имел место в 7 часов, а к 10 часам весь процесс закончился. Подорожник степной охотно посещался пчелами ради пыльцы. Кнут (Knuth, 1898—1905) считал, что по способу опыления подорожник представляет собою переходную форму от ветроопыления к насекомоопылению.

Крупные темно-синие цветки *Gentiana pneumonanthe* L. цветут на протяжении 3—4 дней. Ежедневно в 8—9 часов происходит их раскрывание. Согласно Кернеру (1902), в раскрывании цветков горечавок большую роль играют солнечные лучи. Закрывание происходит в 17—18 часов. Наблюдения над поведением цветков некоторых других видов горечавок были проведены Голдсмитом и Хафенрихтером (1932), которые пришли к выводу, что ведущим фактором является температура, а свет и влажность воздуха не оказывают заметного влияния на движения цветков.

Однократно распускающиеся цветки *Convolvulus arvensis* L. распускаются утром и закрываются во второй половине дня (рис. 8). Закрывание цветков (кривая *4*) идет

не так дружно, как их распускание, но отдельный цветок закрывается менее чем за час. Наибольшая интенсивность опыления наблюдается вскоре после распускания цветков.

Однотипную группу по ритму цветения составляют сложноцветные из *Liguliflorae*: *Tragopogon orientale* L., *Scorzonera stricta* M. B., *S. crispatula* Boiss., *S. purpurea* L., *Cichorium intybus* L., *Lactuca scariola* L. и *Sonchus arvensis* L. Поскольку сведения о ритме

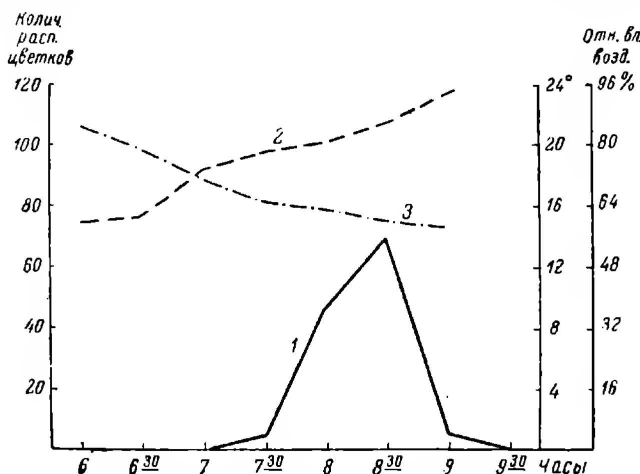


Рис. 7. Ход распускания цветков *Sisymbrium loeselii* 5 VIII 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха.

цветения многих из перечисленных растений имеются в литературе, мы ограничимся только краткими указаниями на поведение растений в условиях лесостепи Зауралья. Корзинки *T. orientale* цвели в течение четырех дней, открываясь в ясные солнечные дни

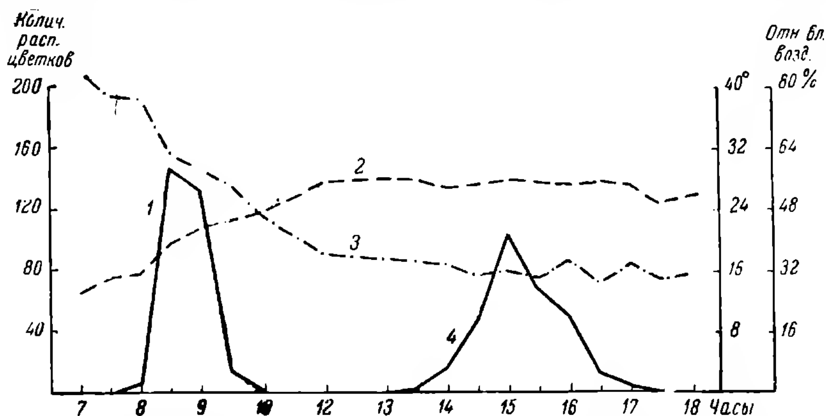


Рис. 8. Суточный ритм цветения *Convolvulus arvensis* 31 VII 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха; *4* — закрывание цветков.

вскоре после восхода солнца, примерно в 6—7 часов, и закрываясь к 10—11 часам. Соцветия *S. stricta* раскрывались в 5—6 часов в ясную теплую погоду, а закрывались в массе к 11—12 часам, хотя отдельные открытые соцветия можно встретить еще около 13 часов. В холодную пасмурную погоду раскрывание корзинок запаздывало на час-два. Корзинки раскрываются в течение трех дней, и цветки в них распускаются в течение первых двух дней. У *S. crispatula*, так же как и у *S. purpurea*, раскрывание корзинок происходит на час позднее, чем у предыдущего вида козельца. Крупные ярко-голубые корзинки цикория цветут на протяжении нескольких часов. Удлинение язычковых цветков за пределы обвертки начинается еще ночью. В 5 часов, на восходе солнца, начинается при ясной погоде открывание корзинок. Через час язычковые цветки стано-

вятся плоскими и образуют круг в виде воронки, одновременно появляется выталкиваемая рыльцами пыльца; спустя еще полчаса лопасти рыльца начинают расходиться, а в 7 часов соцветие уже полностью раскрывается, лопасти рыльца расходятся в стороны, слегка закручиваясь. Так шел процесс открывания корзинок цикория в очень жаркий и сухой день 16 VIII. Благодаря высокой температуре, сухости воздуха (в 10 ч. 30 м. было 30.8°, в 12 часов 33° и 33% отн. вл. воздуха) и интенсивному опылению, закрывание соцветий наступило очень быстро, уже к 10 ч. 30 м. было закрыто большинство корзинок. Однократно цветущие корзинки *Lactuca* и двукратно раскрывающиеся корзинки *Sonchus* открываются в ясную погоду в 7—8 часов. Закрывание корзинок латука происходит к 10—10 ч. 30 м., а осота к 13—16 часам, причем корзинки осота, открывающиеся во второй раз, закрываются приблизительно на час позднее, чем однодневные.

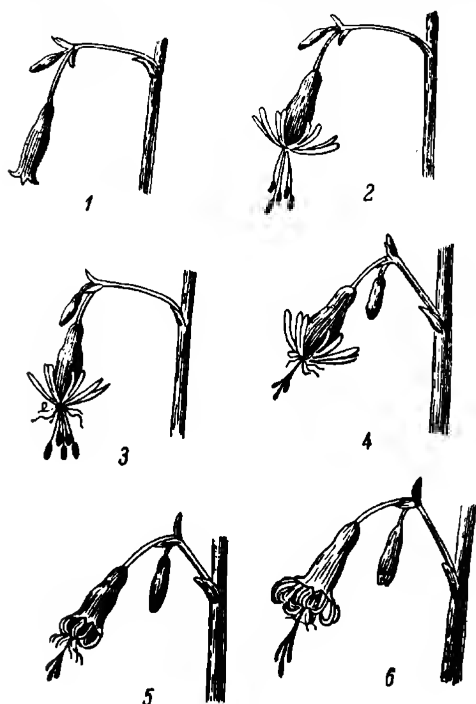


Рис. 9. Фазы цветения цветка *Silene chlorantha*.

1 — нулевая фаза; *2* — первая (мужская) фаза; *3* — вторая (мужская) фаза; *4* — третья (женская) фаза; *5* — закрытый на день цветок в женской фазе; *6* — последняя фаза цветения.

Представителем растений с в е ч е р н и м т и п о м р а с п у с к а н и я ц в е т к о в может служить *Silene chlorantha* Ehrh. Цветки ее распускаются в 18—20 часов и закрываются утром следующего дня в 7—9 часов. Цветение этой смолевки протекает в течение пяти суток, точнее пяти ночей, включая нулевую фазу (рис. 9). В первый вечер отгибаются зубцы чашечки (*1*), во второй выдвигаются первые 5 тычинок (*2*), в третий — еще 5 тычинок (*3*), на четвертый вечер выдвигается пестик, цветок переходит в женскую фазу (*4*, *5*), на пятый вечер лепестки не отгибаются уже полностью (*6*). Цветки первой и второй фазы цветения открываются на полчаса или час раньше, чем цветки третьей фазы. *S. chlorantha* в наших условиях вела себя, как гинодиэцичное растение. По биологии и ритму цветения с этим видом сходны два вида — также гинодиэцичная *S. multiflora* и диэцичная *S. chersonensis*. Сходным с названными смолевками ритмом распускания и закрывания цветков обладали некоторые виды дремы: *Melandrium viscosum* Čel., цветки которой распускались в 18—20 часов, закрывались в 7—8 часов; *M. album* Garcke — распускание в 21—22 часа, закрывание цветков в 9—10 часов; *M. noctiflorum* Fr. — распускание в 19—20 часов, закрывание в 8—9 часов. Последнее растение у нас было гинодиэцичным, но в литературе есть указания на то, что оно может быть андродиэцичным и андромоноэцичным (Knuth, 1898—1905). Это говорит в пользу вывода В. А. Монюшко (1937) о тенденции к географической дифференциации различных половых форм цветковых растений.

Verbascum phoeniceum L. — единственное встреченное нами растение, ц в е т к и к о т о р о г о р а с п у с к а ю т с я н о ч ь ю. В ночь на 19 VI распускание началось в 23 ч. 30 м. при температуре 10.2° и относительной влажности 88% и полностью закончилось в 5 часов. Температура воздуха в 2 ч. 30 м. была 7.1°, в 4 часа 4.1°, в 5 часов 5.2° при влажности воздуха близкой к 100%. Раскрывание цветков в эту ночь тормозилось, по-видимому, чересчур низкой температурой, так как в более теплую ночь 7 VII, когда температура воздуха в 2 часа была 15.6°, распускание цветков началось в 23 часа и закончилось в 2 ч. 30 м. Очень интересно то обстоятельство, что иногда встречаются такие бутоны, у которых ночью отгибаются один-два лепестка, но если они не успели раскрыться в эту ночь, то остаются в таком положении до следующей ночи и распускаются с наступлением темноты. Цветки коровяка слабо протерандричны или гомогамны. Опыление происходит рано утром в 6—8 часов, позднее насекомых на цветках не наблюдалось. Цветки усиленно посещаются пчелами и шмелями, так как *V. phoeniceum* является превосходным пыльценосом.

Суточный ход распускания цветков всех типов в своем непосредственном проявлении регулируется погодными условиями. Наглядным примером такого влияния погоды на суточную ритмику может служить характер распускания цветков шалфея 22 VI

(рис. 10) в холодный ветреный день (ср. с рис. 1). Помимо низкой температуры с резкими колебаниями в день наблюдений, сказалось также влияние предыдущего холодного дня и холодной ночи (температура ночью падала до 3—4°). Все же, несмотря на зигзагообразный характер кривой распускания цветков, видна ее тенденция к подъему. В жаркие дни, наоборот, максимум распустившихся цветков сдвигается на предполу-

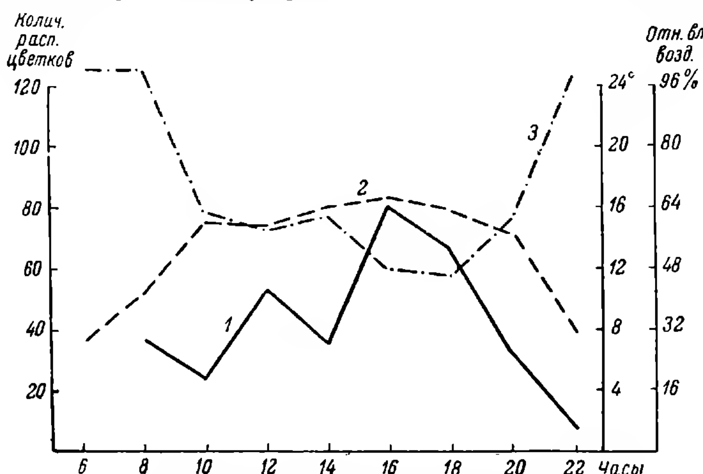


Рис. 10. Ход распускания цветков *Salvia stepposa* в прохладный день 22 VI 1953.

1 — распускание; *2* — температура; *3* — относительная влажность воздуха.

денные часы. Минимальная отмеченная температура, при которой начиналось утром распускание цветков шалфея, составляла 5—7°, однако для нормального хода распускания цветков дневная температура должна быть не ниже 18—19°. Еще более требовательным к теплу оказался *Phlomis tuberosa*, который начинает цвести на две недели позднее, чем шалфей.

Приводимая нами таблица, в которой сведены результаты наблюдений 16, 20, 30 и 31 VII, показывает различие в сроках наступления максимумов распускания цветков вьюнка в разные дни. Это различие зависит от погодных, главным образом температурных условий. В наиболее теплое утро 16 VII распускание цветков закончилось к 8 часам, а утром 30 VII и утром 31 VII при более холодной погоде оно задерживалось на полтора часа.

Утренний ход распускания цветков *Convolvulus arvensis*, температура и относительная влажность воздуха в дни наблюдений

Часы суток	16 VII			20 VII			30 VII			31 VII		
	колич. распуст. цветков	температура	относит. вл. возд.	колич. распуст. цветков	температура	относит. вл. возд.	колич. распуст. цветков	температура	относит. вл. возд.	колич. распуст. цветков	температура	относит. вл. возд.
5 ч. 30 м.	0	—	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—
6 » 00 »	4	14.8°	99%	0	—	—	0	—	—	0	—	—
6 » 30 »	60	18.0	93	0	15.6°	82%	0	10.0°	99%	0	—	—
7 » 00 »	66	19.6	91	0	15.4	88	0	12.0	98	0	13.0°	87%
7 » 30 »	80	23.2	69	5	17.2	76	0	13.8	98	0	15.0	82
8 » 00 »	16	24.0	65	112	19.8	65	6	14.8	94	4	15.6	80
8 » 30 »	0	25.8	—	163	—	—	158	16.8	81	43	19.4	64
9 » 00 »	0	27.6	58	8	21.8	59	132	20.0	55	207	21.6	58
9 » 30 »	0	—	—	0	—	—	14	21.2	55	24	22.6	59
10 » 00 »	0	—	—	0	21.0	60	0	22.2	53	0	23.8	45

О роли влажности воздуха трудно что-либо сказать. По-видимому, ведущим фактором является температура. Голдсмит и Хафенрихтер (1932) при наблюдениях в экостате установили для *Convolvulus sepium*, что при достаточной влажности воздуха (>25%) угол раекрывании цветка примо пропорционален температуре. Вообще чувствительность цветков к изменениям температуры иногда может быть очень большой. Так, Андрюс (Andrews, 1929) показал, что цветки *Crocus vernus* уже реагируют при изменении температуры на 0.2°. На ритм цветения ряда растений, особенно сложноцветных, большое влияние оказывают изменения в свете, на что обращали внимание многие исследователи (Кернер, 1902; Иост, 1914; Палладин, 1922; Goldsmith a. Hafenrichter, 1932, и др.). Наблюдения, проведенные нами над затемненными корзинками *Tragopogon orientalis*, *Scorzonera stricta* и *S. crispatula*, *Cichorium intybus*, показали, что темнота, задерживая на час-два раскрывапие корзинок, более спльно влияла на закрывание их. В некоторых случаях (у *S. stricta*) закрывание корзинок запаздывало на 8—9 часов или совсем не наступало в данный день. Некоторая задержка в открывании и особенно в закрывании корзинок у названных и других видов сложноцветных наблюдалась в пасмурную погоду. По-видимому, если цветки с дневным ходом их распускания можно считать в основном термонастическими, то цветки, открывающиеся утром, в значительной степени являются фотонастическими. Однако этим отнюдь не отрицается роль температуры в распускании последних. Выяснение значения влажности воздуха и других факторов для распускания цветнов требует постановки лабораторных опытов. Голдсмит и Хафенрихтер (1932) показали, что влажность воздуха сильно влияет на открывание корзинок *Tragopogon*, цветков *Convolvulus* и ряда других растений. Ничего определенного пока нельзя сказать о ведущих факторах в распускании цветков вечерней и ночной групп. Решение этих вопросов требует участия физиологов.

Пока трудно решить вопрос о внутреннем механизме и регулирующих факторах суточной ритмики, но можно уже сейчас сделать некоторые предположения и выводы о ее роли и распространенности в природе. Несомненно, что каждый определенный тип распускания цветков стоит в тесной связи с их опылением. В самом деле, активность насекомых-опылителей связана с теми же внешними факторами (тепло, свет и др.), что и ритм цветения. Наиболее многочисленны растения с утренним и дневным типами распускания цветков и соцветий, и это связано с тем, что у большинства энтомофильных растений опыление происходит днем. Вечером распускаются цветки *Silene* и *Melandrium*, поскольку опыление их осуществляется ночными длиннохоботковыми бабочками. Цветки *Verbascum* распускаются ночью, так как опыление их происходит рано утром. Можно предположить, что в эти часы меньше возможности конкуренции со стороны других пыльценосных растений, цветки которых распускаются позднее.

Каждый вид растения обладает определенной суточной ритмикой, которая является эволюционно закрепленной, как это считают в отношении злаков Джоунс и Ньюуэлл (Jones a. Newell, 1946) и А. Н. Пономарев (1957). Необходимо отметить, что к одному и тому же типу распускания цветков могут относиться растения самых разнообразных семейств, но для некоторых систематических групп тот или иной тип распускания цветков может считаться характерным признаком. Например, сложноцветным из *Liguliflorae* свойствен утренний тип раскрывания корзинок, мотыльковым — дневной тип распускания цветков, гвоздичные из *Silenoideae* (*Silene* и *Melandrium*) распускаются, как правило, вечером.

Ввиду отрывочности сведений по этому вопросу, нельзя пока сделать определенных выводов о распространенности того или иного типа суточной ритмики в различных систематических группах. Наблюдения по суточной ритмике и экологии цветения и опыления растений интересно было бы провести в зональном разрезе, для различных климатических условий. В настоящее время это проводится нами для тундровой зоны. Расширение такого рода наблюдений с охватом большого числа систематических групп растений имело бы интерес не только для экологии растений, но равным образом для геоботаники, систематики растений и эволюционной теории.

Литература

Дарвин Ч. (1865). Движение и повадки лазящих растений. Соч., *8*, изд. АН СССР, 1941. — Дарвин Ч. и Ф. Дарвин. (1880). Способность к движению у растений. Соч., *8*, изд. АН СССР, 1941. — Иост Л. (1914). Физиология растений. — Казакова А. А. (1950). Биология цветения и оплодотворения репчатого лука (*Allium cepa* L.). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., *XXVIII*, 3. — Кернер фон-Марилаун А. (1902). Жизнь растений, *I*, *II*. — Костычев С. П. (1933). Физиология растений, ч. II (в сотрудничестве с Ф. Вентом), гл. XV. — Монюшко В. А. (1937). Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 1, 2. — Овчинникова И. Н. (1949). Экология и ритм цветения растений Стрелецкой степи.

Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., XX. — Палладин В. И. (1922). Физиология растений. — Письяукова В. В. (1948). Направление эволюции соцветий некоторых *Dipsacaceae*. Уч. зап. Лен. пед. инст. им. А. И. Герцена, *XVI*, 6. — Пономарев А. Н. (1954а). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. журн., 5. — Пономарев А. Н. (1954б). Влияние погоды на опыление люцерны и на биоценотические взаимоотношения одиночных и медоносных пчел в ее посевах. В кн. «Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям (22—25 декабря 1951 г.)». — Пономарев А. Н. (1957). Биология и экология цветения и опыления посевной люцерны и луговых и степных злаков. Автореф. докт. дисс. — Пономарев А. Н. и А. И. Букина. (1953). Суточный ритм цветения и опыления злаков. ДАН СССР, *91*, 5. — Andrews F. M. (1929). The effect of temperature on flowers. Plant. Phys., 4. — Bünning E. (1948). Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, *II—III*. — Goldsmith G. W. a. A. L. Hafenrichter. (1932). Anthokinetics, the physiology and ecology of floral movements. Carnegie Institution of Washington. — Jones M. D. a. L. C. Newell. (1946). Pollination cycles and pollen dispersal in relation to grass improvement. Nebr. Agr. Res. Bul., 148. — Knuth P. (1898—1905). Handbuch der Blütenbiologie, *I, II, III*. — Kugler H. (1955). Einführung in die Blütenökologie. Stuttgart. — Linné C. (1751). Philosophia Botanica.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 IV 1957).

М. А. Литвинов и К. А. Рассадина

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ АНТИБИОТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ЛИШАЙНИКОВ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В СССР

Изыскания новых антибиотиков в мире низших споровых растений, предпринятые в последние годы как у нас, так и за рубежом, увенчались открытием мощного источника антимикробных веществ у лишайников.

В настоящее время во многих систематических группах лишайников найдено значительное число видов, обладающих антибактериальной активностью.

В Отделе споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР под руководством заслуженного деятеля науки проф. В. П. Савича исследуются, начиная с 1948 г., антибиотики, получаемые из лишайников (Савич и др., 1956). За эти годы подверглось испытанию на антимикробные свойства более пятидесяти видов, собранных в различных районах Советского Союза. Одновременно с выявлением видов, содержащих антимикробные вещества, авторы настоящей статьи попытались установить взаимосвязь между субстратом, на котором произрастает лишайник, и его антибактериальной активностью, выяснить влияние некоторых условий погоды и географического распространения лишайника на накопление им антибиотических веществ. Материалом для исследования в основном служили лишайники собственных сборов, произведенных в Ленинградской области. Некоторые виды были нам любезно переданы отдельными лицами. Так, *Alectoria ochroleuca* (Ehrh.) Nyl. и *Cetraria tilesii* Ach. были собраны экспедицией Ал. А. Федорова в Саянах, *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. и *C. nivalis* (L.) Ach. — В. Б. Куваевым в Березовском районе Тюменской области, *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *Stereocaulon denudatum* Flk. и *Thamnolia vermicularis* (L. fil.) Ach. — Р. Н. Шляковым на Кольском полуострове, *Aspicilia* sp. (лишайниковая манна) — Л. Е. Родиным в Средней Азии, виды *Umbilicaria*, *Gyrophora* и *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl. — Е. Н. Моисеевой и К. А. Рассадиной на Кавказе в Эльбрусском районе, *Gyrophora mühlenbergii* Ach. была дана нам В. П. Савичем из старых сборов М. М. Ильина, произведенных в 1932 г. в Красноярском крае в заповеднике «Столбы» и хранящихся в Отделе споровых растений.

В сборах в Ленинградской области активное участие принимала лаборант Е. Я. Зенкова, а в проведении экспериментальных исследований — лаборант Н. Н. Барковская. Всем вышеупомянутым лицам мы выражаем нашу искреннюю благодарность.

Мы изучали виды лишайников, наиболее широко распространенные в природе и имеющие относительно большую растительную массу. Поэтому накипные лишайники не исследовались.

Методика изучения антибиотических свойств лишайников состояла в следующем. Собранные образцы разрезались ножницами на мелкие частицы. Мелкая крошка лишайника засыпалась в шесть Эрленмейеровских колбочек (по 3 г в каждую), содержащих по 15 см^3 различных органических растворителей (бензол, ацетон, этиловый эфир,

авиационный бензин и этиловый спирт). Извлечение продолжалось в среднем от 13 до 15 суток. Растворители, отфильтрованные от лишайника, испытывались на антимикробную активность против золотистого стафилококка (*Staphylococcus aureus*, 209) и кишечной палочки (*Escherichia coli*) при помощи так называемого агар-чашечного метода. Высокую антимикробную активность против золотистого стафилококка показали экстракты из следующих видов лишайников: *Alectoria ochroleuca* (Ehrh.) Nyl., *Cetraria chrysantha* Tuck., *C. hiascens* Th. Fr., *C. cucullata* (Bell.) Ach., *C. glauca* (L.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach., *C. tenuifolia* Vain., *C. tilesii* Ach., *Cladonia alpestris* (L.) Rabh., *Cl. coccifera* (L.) Willd., *Cl. deformis* Hoffm., *Cl. rangiferina* (L.) Web., *Cl. sylvatica* (L.) Hoffm., *Evernia divaricata* Ach., *E. furfuracea* (L.) Mann., *E. prunastri* (L.) Ach., *Gyrophora deusta* Ach., *G. mühlenbergii* Ach., *Hypogymnia physodes* (L.) Räs., *Parmelia centrifuga* Ach., *P. saxatilis* (L.) Ach., *P. sulcata* Tayl., *Peltigera rufescens* (Weis.) Humb., *P. spuria* Ach., *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm., *Stereocaulon* sp., *Thamnolia vermicularis* (L. fil.) Ach., *Usnea dasypoga* Röhl., *U. florida* Hoffm., *U. hirta* Hoffm. и *U. plicata* Hoffm.

Слабую активность в отношении золотистого стафилококка проявили вытяжки из лишайников: *Aspicilia* sp., *Bryopogon chalybeiforme* (L.) Elenk., *Cladonia fimbriata* (L.) Fr., *Cl. gracilis* (L.) Willd., *Cl. floerkeana* (Fr.) Sommft., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Parmelia conspersa* (Ehrh.) Lynge и *Peltigera aphthosa* pr. p.

Антимикробная активность вытяжек из различных видов лишайников, произрастающих на различных субстратах
(Размер зоны подавления роста бактериальной тест-культуры указан в миллиметрах)

Растворитель, использованный для экстракции из лишайника антимикробных веществ	*Evernia prunastri* (L.) Ach.		*Hypogymnia physodes* (L.) Räs.		*Cetraria glauca* (L.) Ach.		*Cladonia deformis* Hoffm.	
	ольха	береза	ель	береза	ель	береза	пень	почва
Бензол	16—17	16	18—19	16	13	13	10	19
Ацетон	15	13	16—18	14	12	14	12	15—16
Хлороформ	15	13	17—18	15	11	11—12	10	13
Этиловый эфир	17	14—16	16	15—16	12—13	12	13	13
Авиационный бензин	20	15	22	14—15	13	12	9	9—10
Этиловый спирт	23	18	22—23	17	15—16	19—16	9—10	14—15

Неактивными оказались вытяжки из лишайников: *Bryopogon implexum* (Hoffm.) Elenk., *Cladonia cornuta* (L.) Schaer., *Cl. crispata* (Ach.) Fw., *Gyrophora cinerascens* Arn., *G. hirsuta* Ach., *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl., *Parmelia olivacea* (L.) Ach., *Peltigera malacea* (Ach.) Funck., *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm., *Stereocaulon denudatum* Flk. и *Xanthoria parietina* (L.) Beltr.

Антибактериальное действие на кишечную палочку более или менее заметно проявлялось при испытании вытяжек, полученных из лишайников *Gyrophora deusta* Ach. и *G. mühlenbergii* Ach., и очень слабо в случае вытяжек из *Bryopogon chalybeiforme* (L.) Elenk., *Cetraria glauca* (L.) Ach., *Cladonia floerkeano* (Fr.) Sommft., *Hypogymnia physodes* (L.) Räs. и *Thamnolia vermicularis* (L. fil.) Ach. Большинство испытанных экстрактов не оказало никакого отрицательного действия на развитие кишечной палочки.

Интересуясь значением субстрата для накопления лишайниками антимикробных веществ, мы провели испытания четырех видов (из разных родов), собранных в одном географическом районе, но с разных субстратов. Так, например, *Evernia prunastri* (L.) Ach. была собрана с ольхи и березы, *Hypogymnia physodes* (L.) Räs. — с березы и ели, *Cetraria glauca* (L.) Ach. — с березы и ели и *Cladonia deformis* Hoffm. — с пней и почвы. Результаты испытания различных вытяжек из указанных образцов лишайников на рост тест-культуры золотистого стафилококка представлены в таблице. Вытяжки из лишайников *Evernia prunastri* (L.) Ach. и *Hypogymnia physodes* (L.) Räs., собранных с берез, оказались менее активными против золотистого стафилококка, чем экстракты, полученные из тех же видов, но собранных с других субстратов, в частности *E. prunastri* (L.) Ach. с ольхи и *H. physodes* (L.) Räs. с ели. Вытяжки из двух образцов *Cetraria glauca* (L.) Ach., собранных с ели и березы, не обнаружили особых различий в отношении антимикробной активности. Экстракты из образцов *Cladonia deformis* Hoffm., собранных с пней и почвы, по степени действия на золотистый стафилококк оказались весьма различными. Вытяжки из напочвенных форм *Cl. deformis* Hoffm. оказывали

значительно более сильное бактериостатическое действие на бактериальную тест-культуру, чем вытяжки из лишайника, собранного с пней.

Таким образом, можно сделать вывод, что изученные виды лишайников накапливают антимикробные вещества в различных количествах, в зависимости от субстрата, на котором они произрастают. Однако нам не удалось наблюдать, чтобы один и тот же вид, собранный с разных субстратов, на некоторых из них обладал бы явной антибиотической активностью, а на других был бы лишен ее. Более того, можно утверждать, что у лишайников наличие антибиотических свойств есть достаточно устойчивый видовой признак. Так, например, в одном и том же роде одни виды могут быть активны в антимикробном отношении, другие же не проявляют никакой активности или она у них может быть различна как по степени, так и по своему характеру. Как показали наши исследования, большинство видов рода *Peltigera* не активны. Однако в этом роде есть виды (*P. rufescens* [Weis.] Humb. и *P. spuria* [Ach.] DC.), для которых весьма характерно наличие антимикробных свойств. Наоборот, в роде *Parmelia* значительная часть исследованных нами видов обладает антибиотическими свойствами, и только единичные виды совершенно не активны, как например *P. olivacea* (L.) Ach.

Несомненный интерес представляют результаты испытания отдельных видов лишайников, собранных в различных географических зонах. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., собранный в Ленинградской области, показал очень слабую активность против золотистого стафилококка. Этот же вид лишайника, принезенный с Кавказа, выявил достаточно отчетливо свои антимикробные свойства. Следует заметить, что особенно значительным антимикробным действием обладали хлороформная и бензольная вытяжки из этого лишайника.

Мы провели также сравнительное изучение активности образцов одного и того же вида лишайника, собранного в одном и том же месте, но в разное время. Два образца *Evernia prunastri* (L.) Ach., собранные в Ленинградской области в 1949 и 1950 гг., не отличались между собой по степени антимикробной активности. В противоположность этому, два образца *Cetraria glauca* (L.) Ach., собранные там же в эти же годы, обнаружили резкое различие в уровне антимикробной активности при действии на золотистый стафилококк. Вытяжки из образцов лишайника сбора 1950 г. обладали значительно более сильным антимикробным действием, чем вытяжки из лишайников, собранных в 1949 г. Особенно отчетливое различие в активности наблюдалось у спиртовой и хлороформной вытяжек.

Нами также исследовались два образца *Evernia furfuracea* (L.) Ach., собранные в 1947 и 1951 гг. Все испытанные вытяжки, за исключением спиртовой из образца 1951 г., были несколько более активными, чем подобные же вытяжки из образца, собранного в 1947 г. Спиртовые экстракты из обоих образцов лишайника по активности между собой не отличались. В результате этих экспериментов можно сделать вывод, что у лишайников, произрастающих в определенном месте, независимо от года сбора в основном сохраняются присущие им антимикробные особенности; некоторое снижение активности происходит лишь за период хранения. Следует при этом заметить, что у некоторых испытанных нами видов, как это было, в частности, у *Cetraria glauca* (L.) Ach., наблюдаются значительные колебания в степени активности. Резкие различия в антимикробной активности отмечались у лишайников, собранных при разных погодных условиях, — в сухую и в дождливую погоду. Активность вытяжек из образца *Cladonia deformis* Hoffm., собранного в период длительных и сильных дождей, была значительно ниже, чем у вытяжек из образца того же вида, но собранного в период длительного стояния сухой погоды.[1] Нами не установлено, являются ли наблюдаемые различия в активности вытяжек результатом вымывания из ткани лишайника антимикробных веществ или следствием измененений, под влиянием необычных условий увлажнения, в биохимических процессах, происходящих в лишайнике. Исследование плодоносящих и стерильных форм *Cl. deformis* Hoffm. показало различие в степени их антибиотической активности: вытяжки из стерильных форм оказывали заметное более интенсивное действие на золотистый стафилококк. Было проведено сравнительное исследование отдельных частей лишайника *Cl. deformis* Hoffm. (верхней, средней и нижней); оказалось, что вытяжки, изготовленные из этих частей, мало различались по активности. Наконец, нами были подвергнуты испытанию на антимикробную активность крупные, более взрослые формы этого вида и мелкие, молодые. Все вытяжки, полученные из молодых форм лишайника, оказались более активными, чем вытяжки из старых.

Выводы

1. Проведенные исследования подтвердили, что разные лишайники, произрастающие в различных районах СССР, являются значительным источником антимикробных веществ.

---

[1] Опыт с обоими образцами лишайника проводился с учетом их воздушно-сухого веса.

2. У ряда лишайников *Cladonia tilesii* Ach., *Cl. coccifera* (L.) Willd., *Gyraphora mühlenbergii* Ach., *Parmelia centrifuga* Ach., *Peltigera rufescens* (Weis.) Humb., *P. spuria* (Ach.) DC., *Ramalina farinacea* (L.) Ach. и *R. pollinaria* Ach. впервые обнаружены антимикробные свойства.

3. Наличие антибиотических свойств является устойчивым видовым признаком для лишайников.

4. Наблюдаемые различия в антимикробной активности разных образцов одного и того же вида зависят от погоды, и период сбора лишайников, субстрата, на котором они произрастают, их возраста и иногда их географического местоположения.

Литература

Затуловский Б. Г. (1956). Антибиотические свойства Пармелии. Природа, 5. — Купревич В. Ф., М. А. Литвинов, Е. Н. Моисеева, К. А. Рассадина и В. П. Савич. (1953). Лишайники как источник антибиотиков. Тр, Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 2, *8*. — Савич В. П., В. Ф. Купревич, М. А. Литвинов, Е. Н. Моисеева и К. А. Рассадина. (1956). О новом антибиотике из лишайников — натриевой соли усниновой кислоты. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 2, *11*. — Bustinza F. (1954). Antibiotics from Lichens. Huitième Congrès International de Botanique, sect. 24, Paris.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 IV 1957).

А. М. Былова

О КОРНЕВОЙ СИСТЕМЕ *MULGEDIUM TATARICUM* DC.

С 5 рисунками

В биологии молокана татарского (*Mulgedium tataricum* DC.), как корнеотпрыскового сорняка, наибольший интерес представляет вопрос о строении и развитии корневой системы, поскольку семенное размножение молокана сильно подавлено, несмотря на массовую продукцию семян. Выработка эффективных мер борьбы с молоканом требует ясного представления о формировании корневой системы, о времени и скорости нарастания ее, глубине проникновения, характере ветвления, местах заложения почек возобновления и т. п.

Имеющиеся сведения о строении подземных органов молокана (Бажанов, 1922, 1929; Мальцев, 1936; Владимиров, 1947, 1948; Казакевич и Смирнов, 1950; Казакевич, 1951; Котт, 1955, и др.) отрывочны, не всегда точны и не дают четкого представления о характере подземной сферы молокана, за счет которой происходит размножение его, захват и удержание за собой новой территории.

Раскопка корневых систем молокана производилась нами послойно и траншейным способом, а развитие корневых систем на ранних фазах изучалось частично в полевой обстановке в Камышинском районе Сталинградской области, частично же — при выращивании молокана из семянок в лабораторных условиях.

При проращивании семянок молокана корешок появляется уже на третий-пятый день. В природной обстановке прорастание семянок может происходить как весной, так и осенью. У весенних проростков двухнедельного возраста, имеющих только два семядольных листа 5—6 мм длиной и два первых настоящих листа от 3 до 15 мм, корневая система развита сравнительно сильно. Эти проростки имеют главный корень, толщиной около 1 мм, идущий, с легким изгибом, почти отвесно вниз и проникающий на глубину 12—14 см (рис. 1, *а*).[1] На всем протяжении корень примерно одинаковой толщины. Сейчас же под поверхностью почвы от него отходят тонкие, диаметром около 0.3 мм и в несколько сантиметров длиной, боковые корни, из них более длинные расположены ближе к поверхности почвы.

У проростков двухмесячного возраста, откопанных на молодой залежи и имеющих розетки из пяти листьев 5—7 см длиною, главный корень, имея толщину в базальной части около 1 мм, а близ верхушки 0.5 мм, проникал на глубину почти до 1 м, т. е.

[1] На всех рисунках поперечная линейка у корней показывает, что соответствующий корень имеет продолжение, не показанное на рисунке.

в слои более влажные. Корень шел почти отвесно вниз, следуя по гумусированным подтекам и прожилкам. От главного корня по всей его длине отходили горизонтально или слегка наклонно тонкие боковые корни. У таких растений на главном корне близ поверхности почвы уже можно было видеть небольшие бугорки — почки, еще не вышедшие на поверхность корня. К осени некоторые из этих почек прорастают, выходят на поверхность корня. Весной чаще всего из одной, но иногда из двух почек возобновления развиваются новые побеги. Развитие их происходит за счет запасов инулина, которым бывают заполнены к концу вегетационного периода клетки первичной коры,

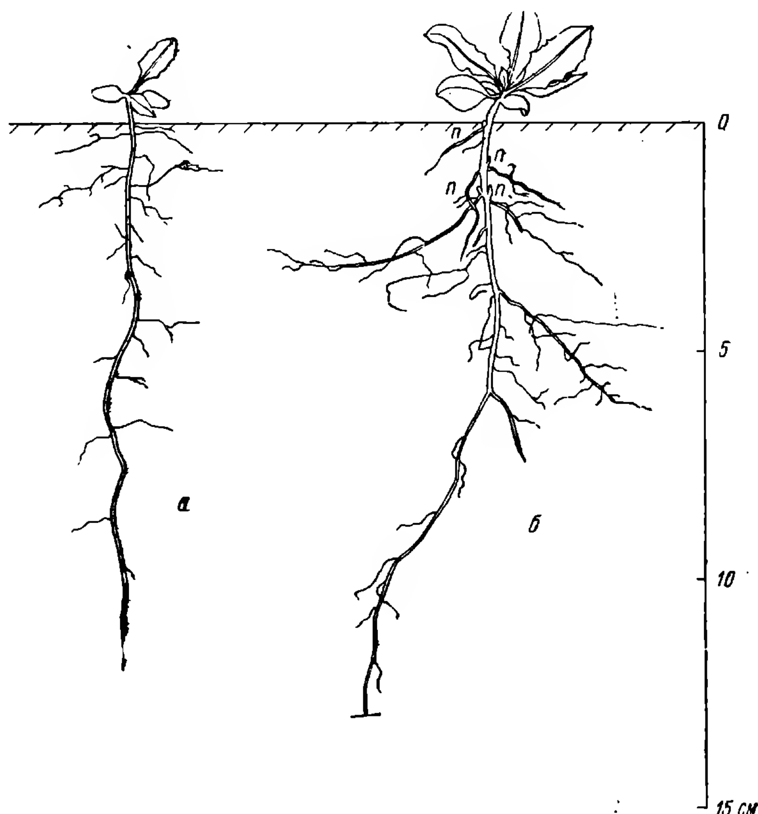


Рис. 1. Проростки *Mulgedium tataricum* DC.

а — двухнедельный, *б* — осенний, поврежденный главный корень замещен боковым, *п* — почки.

первичных сердцевинных лучей, отчасти клетки древесной и лубяной паренхимы корня.

Развивая глубоко проникающий главный корень в первый год жизни, семенное растение прочно закрепляется в данном месте. В том случае, когда главный корень повреждается и верхушка его отмирает, один из боковых корней близ поврежденного конца начинает углубляться и заменяет собой главный корень, обеспечивая тем самым проникновение корневой системы в глубокие, более влажные слои почвы и закрепление молодого растения в данном месте (рис. 1, *б*).

У всех однолетних растений молокана, откопанных в природных условиях, не было обнаружено тех поверхностных горизонтальных корней размножения с придаточными почками на них, какие имеются у взрослых растений. Однако у растений, выращенных из семян в оптимальных условиях увлажнения, были обнаружены крупные боковые поверхностные корни. Двенадцать растений из ста имели по одному (одно имело два) крупному боковому корню, идущему горизонтально близ поверхности, который отчетливо выделялся среди многочисленных, более тонких и коротких боковых корней. Следовательно, корни размножения могут развиться при благоприятных условиях увлажнения уже на первом году жизни молокана. Однако в естественной обстановке, при более суровом режиме влажности, эти корни развиваются, вероятно, только в последующие годы, когда растение окрепнет.

Взрослые растения молокана с сохранившимся главным корнем можно встретить лишь на необрабатываемых почвах. Такие растения были откопаны нами на склоне оврага, в разреженном сосновом лесу и в многолетних посадках ирги.

Главный корень молокана может жить в течение многих лет, углубляясь до нескольких метров. В литературе есть указания, что корни молокана проникают на глубину 2—4 м (Бажанов, 1927; Казакевич, 1945; Владимиров, 1947 и др.). Л. И. Казакевич отмечает, что на черноземе наблюдается наибольшая длина корней — 4—5 м, а на каштановых почвах 2—3 м. Однако, как показали наши наблюдения, и на каштановой почве глубина проникновения корней молокана может быть больше 4 м, так, например, у одного растения, выросшего среди кустов ирги на сильно засоленной каштановой почве с карбонатным горизонтом мощностью в 80 см (карбонаты с глубины 70 см), корневая система была откопана до 425 см (рис. 2). На глубине 425 см толщина главного корня была 3 мм и он слабо ветвился, поэтому можно предположить, что корень проникал еще значительно глубже, так как обычно главный корень на конце сильно ветвится и окончания имеют толщину менее 1 мм.

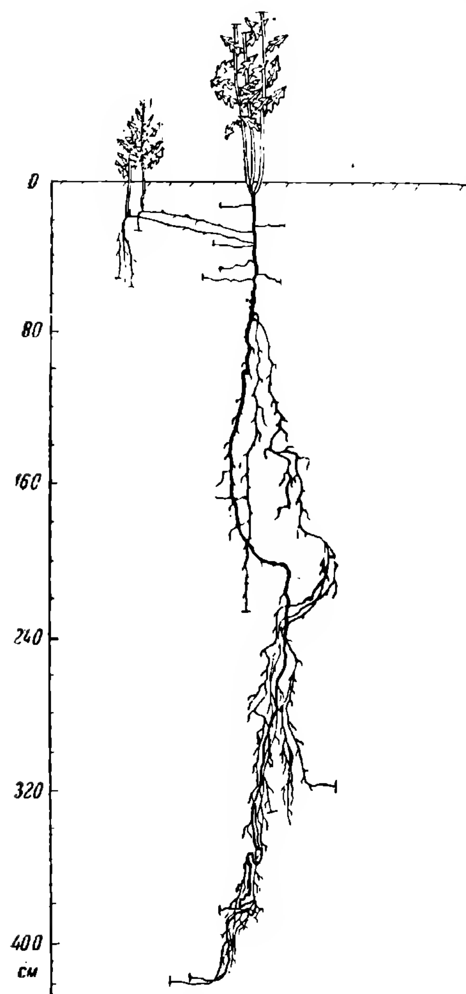


Рис. 2. Корневая система многолетнего семенного экземпляра *Mulgedium tataricum* DC.

Разветвления главного корня более молодых семенных растений, откопанных на склоне оврага и в сосновом лесу, проникали на глубину 170—225 см.

У многолетних экземпляров молокана главный корень, как правило, на некоторой глубине дает крупные боковые ответвления. Они отходят косо вниз, но вскоре принимают вертикальное направление и идут почти параллельно главному корню, достигая одинаковой с ним длины, а иногда и перерастая его. Главный корень дает на конце несколько ветвей, которые, в свою очередь, тоже неоднократно ветвятся, и в глубоких, более влажных слоях почвы оказывается большое количество всасывающих окончаний. Кроме того, главный корень по всей длине имеет мелкие, более короткие боковые всасывающие корни.

У взрослых семенных растений молокана на глубине от 5 до 40 см от главного корня отходят крупные корни размножения. Они простираются вначале в поверхностном горизонте почвы, затем, достигнув длины в несколько десятков сантиметров, верхушки корней загибаются вниз, и после изгиба корни продолжают углубляться вертикально. Эти корни простираются не строго горизонтально, а постепенно приближаясь к дневной поверхности, так что изгиб оказывается ближе к поверхности, чем место отхождения корня, в среднем на 6 см. Аналогичное явление наблюдается и у других корнеотпрысковых растений, имеющих подобные молокану корни размножения. Биологическая выгода такого активного приближения корней молокана к поверхности почвы станет понятной, если принять во внимание, что на изгибах поверхностных корней в основном сосредоточиваются придаточные почки, требующие, по-видимому, для своего развития лучшей аэрации, при этом облегчается отпрыскам пробивание слоя почвы при прорастании. Лучшей аэрации почвы требуют, по-видимому, не только те участки корня, где концентрируются почки, но и весь корень в целом. Это видно из того, что на плотных почвах средняя глубина залегания горизонтальных отрезков корней размножения 10—15 см, в то время как на рыхлых песчаных почвах эти корни располагаются на глубине в среднем от 15 до 20 см.

В месте загиба корня в глубину он, как правило, утолщается (рис. 3). Утолщение корня на изгибе происходит тогда, когда верхушка корня уже достаточно углубилась. При раскопке корневых систем как в июне, так и в октябре, можно было

видеть, что верхушки корней размножения загибались вниз, и вертикальный отрезок корня имел длину уже около 10 см, но в этот момент корни на изгибе еще не были утолщены. Диаметр их на изгибе был около 1 мм, как и всей остальной части корня. Утолщение корня на изгибе у молокана начинается не за счет ассимиллирующей деятельности побегов, развившихся на этом же изгибе корня, как это бывает (Лещенко, 1926) у *Cirsium arvense* Scop. Для молокана было установлено, что во всех случаях, когда корень размножения значительно углубился, он уже утолщен на изгибе, даже если на нем есть только почки или отпрыски, не вышедшие

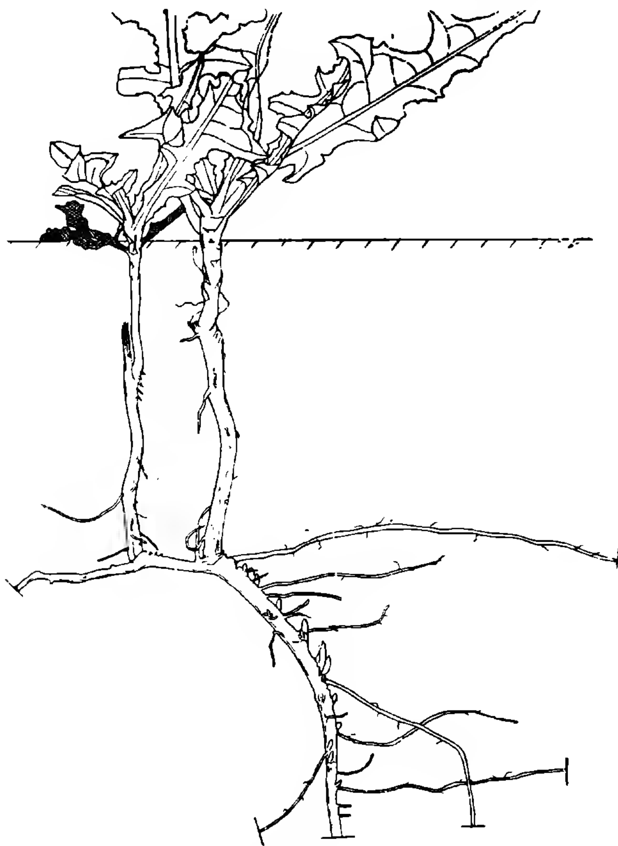


Рис. 3. Побеги и почки на утолщенном изгибе корня *Mulgedium tataricum* DC.

из-под земли и не развившие еще зеленых листьев. Правда, при развитых надземных побегах корень на изгибе бывает утолщен в среднем в 2.4 раза по сравнению с местом отхождения, а в случае наличия на изгибе почек или подземных отпрысков — в 1.6 раза. Очевидно, что наличие на изгибе или вблизи изгиба побегов с зелеными листьями способствует дальнейшему утолщению изгиба корня. При побегах на изгибе корня он утолщается за местом отхождения побегов, т. е. ближе к верхушке корня (рис. 3). Утолщение корня происходит за счет разрастания главным образом паренхимы первичной коры. Вероятно, расположение изгиба корня в лучших условиях аэрации вызывает заложение почек именно в этих местах. Заложившиеся почки стимулируют усиленный приток питательных веществ, способствующих разрастанию тканей корня.

На вертикальном отрезке корня размножения также развиваются придаточные почки, но в гораздо меньшем количестве, чем на изгибе, в отдельных случаях на глубине до 80 см. Приняв вертикальное направление, корень сильно ветвится (рис. 5). Как и главный, эти углубляющиеся боковые корни часто дают одну или несколько вторичных крупных боковых ветвей, которые спускаются вниз почти параллельно основному корню, проникая до одинаковой с ним глубины. Кроме этих крупных, спускающихся вниз ответвлений, образуется густая сеть более коротких боковых ветвей, отходящих горизонтально или косо вниз во всех направлениях. Таким образом, вокруг

вертикального корня почвенное пространство в радиусе от 10 до 20 см оказывается пронизанным боковыми корнями молокана. Если корень оказывается перерезанным на изгибе или в горизонтальной части, то оставшийся вертикальный отрезок становится как бы стержневым корнем для побегов, развивающихся на нем. Если вертикальный отрезок корня размножения молокана имеет боковые корни, отходящие во все стороны, то в месте изгиба боковые ветви образуются всегда только на выпуклой стороне (рис. 3 и 5). Здесь образуются главным образом толстые боковые корни размножения следующего порядка. Таких крупных боковых корней, отходящих от изгиба, может

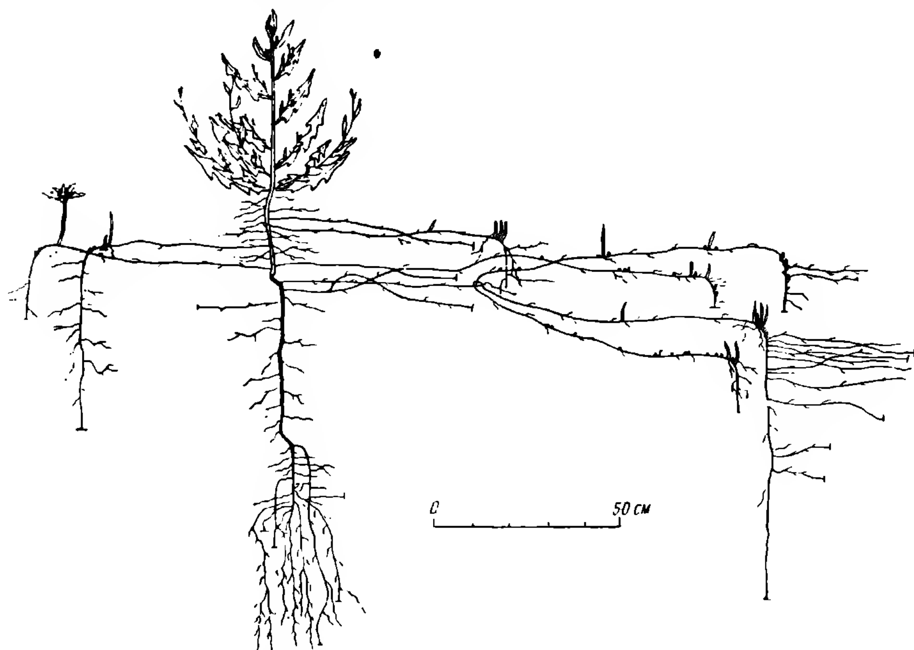


Рис. 4. *Mulgedium tataricum* DC. с придаточными и боковыми корнями размножения, с почками и отпрысками на них.

быть один или несколько (до 10 и больше), и они расходятся веерообразно (рис. 5), но сохраняют, в основном, направление роста корня предыдущего порядка. Залегая почти горизонтально, они постепенно приближаются к дневной поверхности, где делают изгиб и углубляются. На изгибе корни утолщаются, т. е. корни размножения всех порядков у молокана имеют совершенно одинаковый характер.

В течение даже одного вегетационного периода у молокана могут образоваться корни размножения нескольких порядков (до шести), что видно на рис. 5. Изображенное нами растение было откопано осенью на краю озимого поля, где оно не подвергалось агротехническим воздействиям и его корневая система нарастала в течение всего вегетационного периода. Белый цвет корней и отсутствие остатков старых корневищ убеждают в том, что все эти корни — молодые и развились в текущем вегетационном периоде. У этого растения, не полностью откопанного, обнаружено около 60 корней размножения, горизонтальные отрезки в сумме составляли около 30 м и занимали площадь почти в 10 кв. м.

Длина горизонтальных отрезков корней размножения у молокана колеблется от 20 до 288 см, средняя длина — 90 см. У растений, выросших в лесу, длина их в среднем больше, чем у растений открытых мест. У многолетних растений с корнями размножения нескольких порядков или у растений с сильно ветвящейся корневой системой, с большим количеством корней размножения, образовавшихся в течение одного вегетационного периода, замечается уменьшение длины периферийных корней. Однако на выделенных случайно из клона корнях двух-трех порядков, что нередко случалось при раскопках на пахотных землях, эта закономерность нарушается, т. е. позднее развившиеся корни размножения часто оказываются длиннее предыдущих.

В течение нескольких лет корни размножения остаются связанными со стержневым корнем или с корнями предыдущих порядков. Так, у многолетнего (4—5 лет) экземпляра молокана, откопанного в лесу, боковые многолетние корни размножения не потеряли связи со стержневым корнем материнского растения, находящимся на расстоянии 4 м.

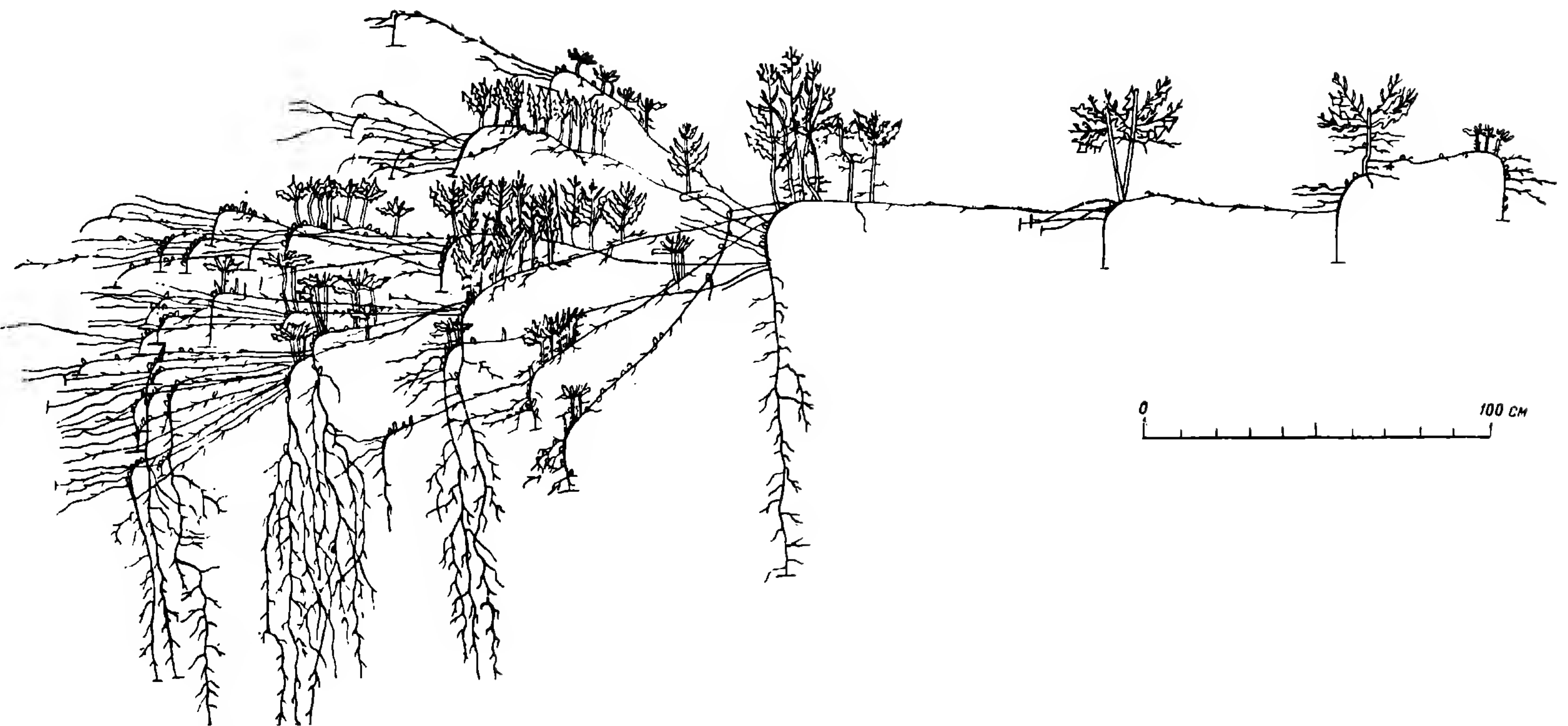


Рис. 5. *Mulgedium tataricum* DC. с корнями размножения семи порядков и побегами разного возраста на них.

Немаловажное значение в жизни молокана имеют и придаточные корни, образующиеся на корневищах. Рано весной, когда почва богата влагой, на старых и молодых корневищах молокана образуется большое количество придаточных корней. Они двоякого рода. Одни тонкие, короткие, — это питающие корни. Среди них рано выделяются более толстые корни в 1.5—2 мм толщиной. Они совершенно сходны с боковыми корнями размножения как своим расположением, так и морфологией. Эти корни тоже являются корнями вегетативного размножения, так как на них развиваются придаточные почки.

Тонкие питающие корни раньше всего развиваются на старых корневищах, вероятно из имеющихся в них зачатков (эти зачатки можно было видеть при анатомическом анализе корневищ), а затем уже на молодых корневищах. На этих последних сначала развиваются корни подузловые. Надузловые корни появляются позднее, так как вначале они бывают прикрыты чешуевидным листом, плотно прилегающим к стеблю. Эти корни начинают расти вверх или в сторону, выходя из-под прикрытия листа, и лишь в редких случаях прободают его. Придаточные корни в основном межузловые, но большинство их сосредоточено вблизи узла; количество их на корневище колеблется от 3 до 55.

Придаточные питающие корни молокана эфемерны и недолговечны. Они функционируют с весны и до тех пор, пока не высохнет верхний слой почвы, в котором они распространяются. Однако и среди лета, в период дождей, когда верхний слой почвы снова оказывается влажным, могут развиться новые питающие корни в течение короткого промежутка времени. Развиваются они и осенью, в более влажное время.

Придаточные корни размножения, отходящие от молодых корневищ, уже к началу июня достигают значительного развития, верхушка их значительно углубляется, хотя отпрыск, на котором они развились, может быть еще в фазе розетки.

На рис. 5 изображено растение, откопанное в середине июня на могаровом поле. Побег развился на изгибе корня, срезанного при осенней пахоте. На подземной части побега развилось большое количество коротких, тонких питающих корней и несколько крупных корней размножения. Они отходили на глубине 9—24 см и располагались в пахотном горизонте почвы на глубине в среднем 10—15 см, постепенно приближаясь к дневной поверхности, где делали изгиб и углублялись. На утолщенных изгибах были сосредоточены почки, некоторые из них уже тронулись в рост и развили подземные отпрыски, а один развил над землей розетку листьев. Эти придаточные корни размножения, в отличие от мелких питающих корней, не погибают в засушливый период и существуют длительное время, так как углубляются и проникают в более влажные слои почвы подобно боковым корням размножения. Нарастание придаточных корней размножения происходит с весны, одновременно с развитием побега и формированием социетий. Иногда, как исключение, почки развиваются на тонких и коротких, сильно ветвящихся придаточных корнях.

Из всего изложенного можно представить общую схему строения корневой системы молокана. Корневая система взрослых многолетних семенных растений представлена стержневым корнем с многочисленными ответвлениями, вертикальными и горизонтальными, в свою очередь неоднократно ветвящимися. Главный корень можно обнаружить редко, так как на обрабатываемых почвах он обрезается, а семенное размножение бывает сильно подавлено, и большинство растений развивается из вегетативных зачатков. Кроме того, у старых экземпляров отдельные корни размножения могут разъединяться вследствие перегнивания участков корней. Поэтому подземная часть большинства особей молокана состоит из системы корней размножения разных порядков, имеющих горизонтальные и вертикальные отрезки, и из наиболее долговечных придаточных корней размножения, отходящих от корневищ. В большинстве же своем придаточные корни эфемерны и деятельны только в периоды более сильного увлажнения почвы.

Нарастает корневая система молокана в течение всего вегетационного периода одновременно с развитием надземных органов. Нарастание это происходит очень интенсивно, что заметно как у молодых проростков, так и у взрослых растений. В условиях, когда не нарушается целостность корневой системы, поверхностные корни распространяются на площади до 8 м в поперечнике, как это отмечено для растения, выросшего в лесу. Быстрое нарастание корневой системы приводит к образованию за один период вегетации до шести порядков корней размножения, которые захватывают огромное почвенное пространство не только в верхних слоях, но и в глубине, где обильно ветвятся вертикальные корни. Занятую территорию молокан прочно удерживает за собой, и в куртинах его редко можно бывает встретить другие сорняки, особенно многолетники.

Корневая система молокана накапливает большое количество инулина, а благодаря сильному развитию в корнях живой паренхимы и системы млечников, они запасают большое количество воды. Запас воды, способность вертикальных корней пополнять его из глубоких горизонтов, а также погруженность корней размножения в почву — все это предохраняет от атмосферной и почвенной засухи вегетативные зачатки (почки), находящиеся в непосредственной связи с корневой системой.

Литература

Бажанов С. (1922). Сорные травы Самарской губ. и борьба с ними. — Бажанов С. С. (1927). Руководящие сорняки Бузулукского уезда и отношение их к местным почвам. Тр. Самарск. с.-х. инст., *IV*. — Бажанов С. С. (1929). *Mulgedium tataricum* DC. (молокан, молочай, синий молочай) как сорное растение на полях. Тр. Средневолжск. с.-х. инст., *V*. — Владимиров И. Ф. (1947). Сорные растения и борьба с ними. — Владимиров И. Ф. (1948). Молокан татарский (*Mulgedium tataricum* DC.) и меры борьбы с ним. Докл. ВАСХНИЛ, 11. — Казакевич Л. И. (1945). Истощение подземных частей молокана при подрезках. Бюлл. инст. зерн. хоз. юго-востока СССР, 3. — Казакевич Л. И. (1951). Сорные растения и способы их уничтожения. — Казакевич Л. И. и Б. М. Смирнов. (1950). Как очистить поля от сорняков. — Котт А. С. (1955). Сорные растения и меры борьбы с ними. — Лещенко П. (1926). Осот полевой (*Cirsium arvense* Scop.). Тр. Полтавск. оп. ст., *48*. — Мальцев А. И. (1936). Сорная растительность СССР и меры борьбы с нею.

Московский педагогический институт им. В. И. Ленина.

(Получено 16 III 1957).

А. И. Прошкина-Лавренко

К БИОЛОГИИ *CLADOPHORA SIWASCHENSIS* MEYER

С 1 рисунком

Cladophora siwaschensis была описана К. И. Мейером, давшим краткий латинский диагноз (1922 : 15); позже этот диагноз был им дополнен подробным описанием вида и схематично иллюстрирован тремя контурными рисунками ветвей таллома (1925 : 31 рис. 1—3). К. И. Мейер наблюдал эту кладофору в Сиваше в 1912—1914 гг. по дороге из Северо-Восточного водоема в Западный водоем Сиваша. Он указывал, что наиболее благоприятные условия обитания этого вида наблюдаются «к западу от Чонгарского ж.-д. моста до острова Карача-Китая и несколько далее», в районах с концентрацией солей в воде от 4.5 до 8° Bé; при более высоких концентрациях (11—13° Bé) и более низких (1° Bé) этот вид совсем не встречается. В культуре эта водоросль дает хороший рост при концентрации 3—10° Bé, в более высоких и более низких концентрациях рост этой кладофоры прекращается. Автор также указал на некоторые морфологические изменения таллома в водах с высоким содержанием солей; так, при концентрациях 9—10° Bé, слоевища кладофоры становятся более густыми, клетки укорачиваются, ветвление приближается к дихотомическому и оболочка клеток утолщается.

Нам пришлось в течение ряда лет (1934, 1936, 1937, 1938 гг.) работать по всей акватории Сиваша, а в 1936 г. исследовать флору водорослей Западного Сиваша (к западу от Чонгарского ж.-д. моста) и всех его заливов, в частности повторить маршрут К. И. Мейера (Прошкина-Лавренко, 1938). Наши исследования целиком подтвердили наблюдения К. И. Мейера, кроме того нам пришлось посетить многие районы и заливы Сиваша, где он не был, и наблюдать этот вид в водах с более высокой концентрацией солей, чем предельные, указанные им.

В районах Сиваша с концентрацией солей в воде от 1—4° Bé кладофора образует крупные, рыхлые, ватообразные, слабо ветвистые хлопья талломов до 15—30 см в поперечнике (см. рисунок, *1*). Эти хлопья пронизывают всю толщу воды и лежат на дне. Их выбросы широкой полосой окаймляют берега этих районов, а после сгона воды в мелких заливах обнаженное дно бывает покрыто толстым, плотным слоем войлокоподобного ковра кладофоры (называемого местными жителями «кожухом»).

В районах с более высокой концентрацией солей кладофора постепенно изменяет свой вид, талломы уменьшаются в размерах, окраска их бледнеет, ветвление становится гуще, а ветви короче (*2*).

В водах с высокими концентрациями солей (выше 6—7° Bé), хлопья талломов резко уменьшаются, их окраска темнеет, ветвление становится очень густым и хлопья принимают вид комочков 1—4 см в поперечнике. Количественное развитие кладофоры в этих условиях уменьшается, выбросы вдоль берегов тянутся в виде узкой, местами довольно высокой каймы. В сухом состоянии эти напластования легко ломаются и крошатся на мелкие комочки (*3*).

Иную картину нам пришлось наблюдать во время работы (16—27 VII 1937) в южной части Восточного Сиваша. Здесь хлопьевидные талломы наблюдались при соленостях выше 6° Bé, а при 7—9° Bé кладофора имела вид комковатых кустиков до 1 см в поперечнике. Южнее, в водах с концентрацией солей 8.5—12° Bé, комочки становились плотными и мелкими, до ½ см в диаметре, они плавали во всей толще воды, а у дна

(глубина водоема 0.50—1.5 м) и в особенности ближе к берегам имели вид плотных шариков различного диаметра, от 0.5 до 2 см в поперечнике, причем мелкие шарики были очень плотные, а крупные довольно рыхлые (*4*). Первые встречались в массе, вторые значительно реже. При самом незначительном ветре шарики перекатывались по дну и прибоем массами выбрасывались на плоские берега, при этом сила прибоя дифференцировала их отложения по размерам. Кайма крупных шариков образовывала широкий наиболее удаленный от уреза воды вал, ближе к воде шарики постепенно уменьшались по размерам до мелких горошин. Ширина выбросов, окаймляющих берега Южного Сиваша, была различная, местами достигала 2 м, а высота — ¼ м. На солнце выбросы быстро высыхали, на поверхности шариков выкристаллизовывались соли, они становились сероватыми и искрились на солнце, как кристаллы. Можно было наблюдать, как при порывах ветра прибрежные отложения шариков подхватывались волнами, катались по дну у берегов и затем опять прибивались к берегу. Обильные выбросы наблюдались вдоль западного берега Южного Сиваша и в особенности по берегам заливов Мелкого, Кута и Болгановского, расположенных севернее Южного Сиваша. Береговая линия с выбросами тянулась на расстояние около 180 км, а количество выбросов исчислялось сотнями тонн.

Образование на огромных пространствах шаровидных кладофор из типичных хлопьевидных талломов указывает, что шаровидная форма у *Cladophora siwaschensis* вызывается причинами гидрологическими и механическими.

Случаи образования шарообразных форм в различных систематических группах водорослей (зеленых, синезеленых, багряных и бурых) известны давно; это явление получило общее название эгагропильности. Особенно часто встречаются эгагропильные формы у *Cladophora*. Существует несколько взглядов на происхождение эгагропильных форм. Некоторые исследователи (Kützing, 1854; Wittrock u. Norstedt, 1889) рассматривают шаровидные кладофоры как самостоятельный род *Aegagropila*, другие (Rabenhorst, 1868; Brand, 1902; Hamel, 1929) считают их особой секцией рода *Cladophora*, а некоторые (Waern, 1952) считают их особыми видами рода *Cladophora*.

Большинство исследователей пришло к мнению, что шаровидные формы возникают у обычных видов кладофор от различных причин. Большинство из числа этих авторов: Ольтманс (Oltmanns, 1922—1923), Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1903), отчасти Чельман (Kjellman, 1898) и Лагерхейм (Lagerheim, 1892) склонны рассматривать происхождение шаровидной формы как результат механического воздействия движения воды, хотя некоторые из них, например Чельман считал, что при образовании шаровидных форм у некоторых видов имеют место внутренние причины. По исследованиям Бранда и Везенберг-Лунда, в образовании шаровидных форм могут принимать участие или один индивидуум, или несколько, связанных механически ризоидами.

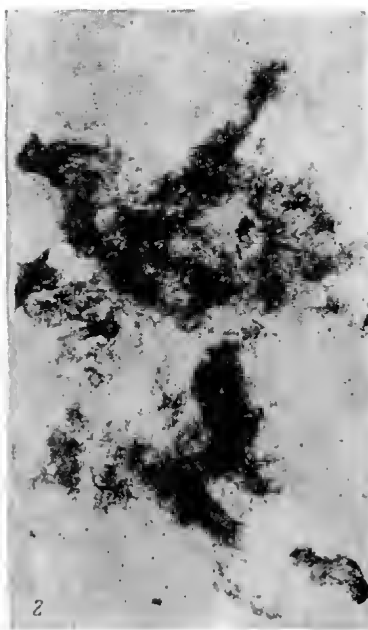
Описываемое нами явление массового образования шаровидных форм у *Cladophora siwaschensis* как нельзя лучше доказывает, что происхождение эгагропильности у этого вида связано с экологическими условиями среды. Ультрагалинные воды, являющиеся неблагоприятной средой для развития крупных хлопьевидных талломов кладофоры, способствуют образованию мелких комковидных особей, с короткими и густо разветвленными веточками. Во время длительных слабых ветров эти комочки беспрестанно перекатываются по дну мелководного Сиваша, и это, по-видимому, стимулирует усиленное ветвление талломов, превращая их в шарики. Образование шаровидной формы происходит не ежегодно. Так, в 1938 г. я не нашла ее в тех районах Сиваша, где она встречалась в огромном количестве в 1937 г., наблюдались лишь мелкие комковатые слоевища. Также не обнаружил шаровидной формы кладофоры в этих районах Сиваша и научный сотрудник Одесской биостанции АН УССР А. И. Иванов, работавший там в 1955 г. По-видимому, причиной этого было отсутствие штилевых погод летом в 1938 и 1955 гг.

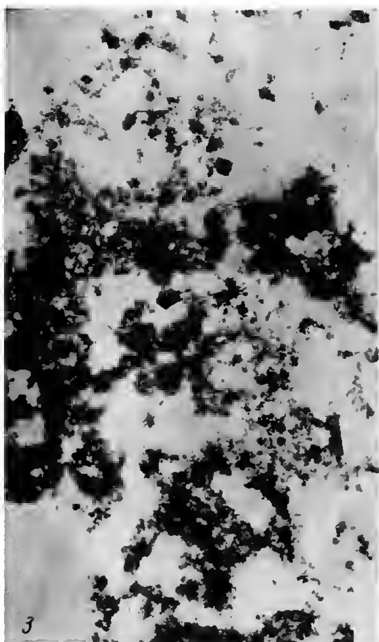
Шаровидная, комковатая и хлопьевидная формы *Cladophora siwaschensis* Meyer настолько существенно различаются между собой, что если рассматривать их в отдельности, то, при отсутствии полного перехода одной формы в другую, их можно принять за различные виды. Насколько мне известно из литературы, нами описывается первый случай такого массового развития эгагропильной формы кладофоры в ультрагалинном водоеме.

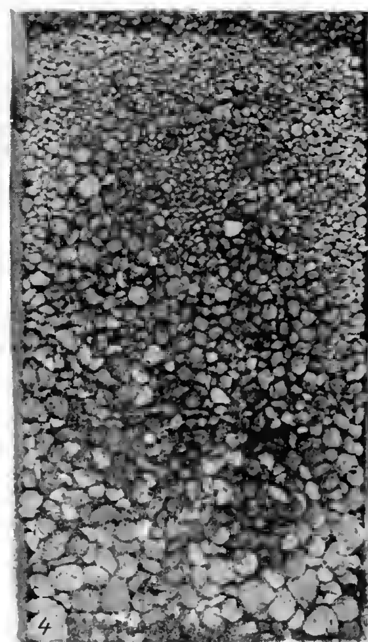
Литература

Беляева А. И. (1922). О секции *Aegagropila* Kütz. рода *Cladophora* Kütz. в связи с исследованием некоторых водорослей этой секции, найденных в России. Бот. матер. Инст. спор. раст. Главн. бот. сада РСФСР, *1*, 6. — Мейер К. И. (1922). Новая зеленая водоросль из Сиваша. Бот. матер. Инст. спор. раст. Главн. бот. сада РСФСР, *1*, 1. — Мейер К. И. (1925). Сиваш и его флора. Изв. Гос. гидролог. инст., *15*. — Прошкина-Лавренко А. И. (1938). Гидробиологическое районирование Сиваша на основании его альгофлоры. Тр. Сивашской конф. АН УССР. — Brand F. (1902). Die *Cladophora* — Aegagropilen des Süsswassers. Hedwigia. — Hamel G. (1929). Quelques *Cladophora* des côtes françaises. Revue algologique, *IV*. — Kjellman F. R. (1898). Zur Organographie und Systematik der Aegagropilen. Nova









Cladophora siwaschensis Meyer.

1 — хлопьевидные талломы из районов Сиваша с концентрацией солей в воде 1—3° Bé (экземпляр из Северо-восточного водоема Сиваша, севернее Чонгарских ворот, 20 VII 1937); *2* — хлопьевидные талломы с укороченными ветвями из районов Сиваша с концентрацией солей 3—5° Bé (экземпляр из Восточного водоема Сиваша, южнее Чонгарских ворот, 20 VII 1937); *3* — комковатые талломы из районов Сиваша с концентрацией солей 5—9° Bé (близ п-ва Чокрак, 22 VII 1937); *4* — шаровидные (сухие) талломы из районов Сиваша с концентрацией солей 9—12° Bé (Южный водоем Сиваша, 25 VII 1937).

Acta Reg. Soc. Sci. Uppsala, ser. III, *17*. — Kützing F. T. (1854). Tabulae Phycologicae, *IV*. — Lagerheim G. (1892). Ueber Aegagropilen. Nuova Notarisia. — Oltmanns F. (1922—1923). Morphologie und Biologie der Algen, *I*, *II*. — Rabenhorst L. (1868). Flora Europaea Algarum aquae dulcis et submarinae, 1—3, Lipsiae. — Waern Mats. (1952). Rocky shore algae in the Öregrund Archipelago. Acta Phytogeographica Suecica, *30*, Uppsala. — Wesenberg-Lund C. (1903). Sur les *Aegagropila sauteri* du lac de Soro. Oversit ov Kongl. Danske Vidensk., 3. — Wittrock V. u. O. Nordstedt. (1889). Algae aquae dulcis exsiccatae, fasc. 19, № 900—950. Stockholmiae.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 VII 1957).

М. Г. Пахомова

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ГИБРИДОВ *AMYGDALUS KALMYKOVII* O. LINCZ.

На песчаниковых горках под Ташкентом (Столовая гора и др), в некотором отдалении от сел. Капланбек, повсюду встречается низкорослый колючий миндаль, который обычно принимается за *Amygdalus spinosissima* Bge. В апреле 1954 г. мы посетили этот район с целью ознакомления с популяцией *A. spinosissima*, изолированной от других видов *Amygdalus*, а потому свободной от их влияния.

Но наши ожидания не оправдались. Популяция оказалась очень полиморфной, и у подавляющего большинства экземпляров были отмечены отдельные признаки, не свойственные *A. spinosissima*. Это заставило нас заняться более тщательным изучением данной популяции как в период цветения, так и в период плодоношения растений. Результаты исследований могут быть сведены к следующему.

Общими признаками для популяции являются: а) наличие колючек на концах удлиненных побегов; б) только симподиальное возобновление удлиненных побегов;[1] в) ярко-зеленая, более или менее округлая блестящая завязь, покрытая пленкой из слабо дифференцированных или еще не дифференцированных волосков, отчего нередко кажется голой; лишь у шейки завязи волоски длинные, белые, хорошо развитые; после начала роста завязи опушение становится густым и шерстистым; г) зеленовато-желтая окраска нектарника.

Другие признаки в популяции сильно варьируют.

а) Листосложение в развертывающейся почке у большинства экземпляров является свернутым, почкосложение объемлющим, однако очень часто внутренняя пара листочков не влегающая, а свободная; у отдельных же экземпляров (экз. № 18 и № 21) с крупными цветками листья в почке скорее можно назвать вдоль сложенными полувлегающими, особенно на порослевых побегах.

Листосложение в верхушечной почке растущего побега у подавляющего большинства экземпляров является почти вдоль сложенным, причем внутренние листочки не влегают друг в друга; у отдельных же экземпляров (№№ 18, 21 и некоторые другие) оно по-настоящему вдоль сложенное, с перекрестно-парноприлегающим почкосложением.

У ряда других экземпляров листья в верхушечной почке растущего побега свернутые, перекрестно-парновлегающие или же внутренние листочки свободные. И лишь у двух экземпляров (№ 23 и № 25) листосложение в верхушечной почке растущего побега оказалось трубчато свернутым с супротивно объемлющим почкосложением, что наиболее характерно для *A. spinosissima*.

б) Листья в массе довольно крупные (до 4.5 см дл.) и несколько более мезофильные, чем у типичного *A. spinosissima*. На удлиненных побегах с интенсивным ростом листья широкие (до 1.6 см), как правило эллиптические, иногда широкоромбические или лопатчатоокруглые, большею частью сидячие; на укороченных побегах — до 0.8 см шир., продолговато-обратноланцетные; нередко листья популяции напоминают листья близких к *A. spinosissima* форм *A. kalmykovii* из Бостандыкского района.

в) Цветки варьируют по величине от 1.5 до 2.2 см в диаметре,[2] лепестки — от 6×2.5 мм до 10×8 мм, окраска варьирует от ярко-розовой до почти белой. Гипантий большею частью узкий, 4—8 мм дл. и 1.5—2.2 мм шир., но встречаются экземпляры и с широким гипантием, до 3 мм (при 7 мм дл., у экз. № 10). Следует отметить, что подобная ширина гипантия нередко сопровождается увеличением количества лепестков

---

[1] Укороченные побеги у исследованных нами миндалей секции *Lycioides* возобновляются всегда моноподиально, а удлиненные — симподиально, так как зимующая почка на конце их не закладывается. У ярко выраженных межсекционных гибридов этих видов часть удлиненных побегов возобновляется моноподиально.

[2] У *A. spinosissima* диаметр цветка 1.5—1.8 см.

(до 6—12) и чашелистиков (до 6), а также тычинок, и, возможно, иногда является следствием фасциации, но наблюдается также и у нормальных пятимерных цветков с 12 тычинками (экз. № 21).

Вместе с тем у ряда экземпляров цветки несут по 7—10 (11) лепестков (экз. № 5 и № 6), расположенных большею частью в 2 ряда, гипантий при этом остается очень узким — 6×2 мм и 5×2.2 мм; у этих растений число чашелистиков всегда равно 5, тычинки же в числе 10—13, причем наблюдаются случаи превращения тычинки в лепесток. Возможно, что в данном случае мы имеем дело с махровостью. Эти экземпляры при последующем осмотре их (25 VI 1954) оказались совершенно лишенными плодов.

Количество тычинок у большинства экземпляров постоянное, 10, 12 или 15, но встречаются экземпляры и с непостоянным числом тычинок, от 12 до 23—24 (экз. № 10 с шести- и пятимерными цветками, при этом преобладают цветки с 24 тычинками как пяти-, так и шестимерные), от 12 до 18 (экз. № 19), от 13 до 16 (экз. № 18), или от 10 до 13 (экз. № 5 и № 6). При числе тычинок свыше 12 или 13 расположение их бывает трехъярусное.

Пестик большею частью толстоватый, слегка розовый, с хорошо заметным плоским рыльцем желтого цвета; у крупноцветных форм и у некоторых мелкоцветных (экз. № 7) пестик тонкий, бледный, с очень маленьким, слабо заметным рыльцем одного цвета со столбиком, что в норме характерно для *A. bucharica* и *A. communis*. Встречаются случаи сращения двух пестиков.

Обоеполость всех цветков присуща лишь отдельным, очень редким экземплярам (экз. № 11), преобладает же смесь мужских цветков (в большем числе) и обоеполых. Наряду с этим встречаются и растения только с мужскими цветками (экз. №№ 13, 14 и 15).[1] При втором просмотре (25 VI 1954) эти растения оказались без плодов. Лишь у экз. № 14 имелся 1 плод.

г) Плоды довольно грубо опушенные, по типу *A. spinosissima*.

Косточки большею частью сжатые, с хорошо обособленным килем, острым или пленчато-крылатым, но нередки отступления в ту или другую сторону, — встречаются плоды вздутые, с килем коротким, по типу *A. spinosissima* или же с широким острым килем, окаймленным двумя глубокими бороздками. При этом косточка принимает бурую окраску и характеризуется довольно глубокой бороздчатостью, а также утолщением эндокарпа до 1—1.5 мм, что сближает эти растения с *A. kalmykovii*. Размер таких косточек (экз. № 19) 2.4×1.6×1.1 см.

На основании произведенных исследований можно сделать заключение, что хотя данная популяция и очень близка к *A. spinosissima*, но обладает рядом признаков (переходное листосложение в почке, наличие крупноцветковых форм, с числом тычинок свыше 12, а также форм с глубокобороздчатыми косточками и др.), позволяющих предполагать ее гибридную сущность, с выраженным влиянием *A. communis*.

Чтобы проверить это предположение, мы осенью 1954 г. высеяли на территории Ташкентского ботанического сада косточки с отдельных экземпляров этой популяции, наиболее интересных морфологически или наиболее урожайных.

Просмотр всходов в 1955 г. показал следующее. Почти все растения по общему облику имели большое сходство между собой, отличаясь от растущих рядом экземпляров *A. spinosissima* из Аман-Кутана (хр. Кара-Табе) более крупными и более мезофильными листьями, эллипсоидальными по форме и более глубокопильчатыми по краям, а также слабой ветвистостью и меньшим одревеснением побегов.

Лишь 2 экземпляра (потомство экз. № 41) выделялись сравнительной мелколистностью, сильной ветвистостью и красноватой окраской побегов (подобно *A. spinosissima* из Аман-Кутана).

В потомстве экз. № 19 (типа *A. kalmykovii*) из двух растений одно имело вдоль сложенное листосложение, другое — трубчатосвернутое.

В потомстве экз. № 4 из 70 растений 2 оказались с вдоль сложенными листьями, остальные — с нечетко трубчато свернутыми, подобно родительским растениям на Столовой горе.

На основании этих данных уже можно определенно заключить, что капланбекская популяция является гибридной, с отдаленным влиянием *Euamygdalus*, а именно *Amygdalus communis* L., который мог расти в прилежащих населенных пунктах.[2]

В июне 1956 г. мы вновь посетили капланбекскую популяцию, причем еще раз осмотрели не только растения на южном склоне Столовой горы (с которых вновь собрали плоды), но и на других ее склонах (западном, восточном и северном), а также на краснопесчаниковых горках, расположенных в нескольких километрах от Столовой горы. Экземпляров, подобных №№ 18, 19 и 21, с более или менее четко выраженными

---

[1] Веточки со всех упоминаемых здесь растений загербаризированы и хранятся в Гербарии САГУ.

[2] При гибридизации *A. spinosissima* с *A. bucharica* в потомстве образуются растения с гладкими, а не глубокобороздчатыми косточками и с листьями относительно более короткими.

признаками *A. kalmykovii* нам здесь не встретилось,[1] но почти все растения оказались удивительно сходными по листосложению в почке и характеру листьев с подавляющим большинством экземпляров южного склона Столовой горы. По-видимому, гибридизационные процессы в популяциях *A. spinosissima* в данном районе распространены очень широко, возможно, уже за счет *A. kalmykovii*.

Дальнейшее изучение капланбекской популяции и других популяций *A. spinosissima* в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае (как и *A. turcomanica* в Копет-Даге и Бадхызе) могло бы дать много интересных фактов по вопросу влияния гибридизационных процессов на видообразование в природе и, в частности, по влиянию культурной флоры на дикорастущие виды.

Институт генетики и физиологии растений Академии наук Узбекской ССР, с. Луначарское.

(Получено 15 III 1957).

Н. И. Рубцов

КРАТКИЙ ОБЗОР ТИПОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРЫМА

С 2 рисунками

Вопросы типологии, или классификации, растительности Крыма освещены в нашей геоботанической литературе чрезвычайно слабо. Имеются лишь отдельные, составленные в разных планах, описания, посвященные тем или иным единицам растительного покрова или отдельным природным районам Крыма. Пока нет еще сколько-нибудь подробной монографической сводки, которая охватывала бы растительные сообщества всей этой интересной и во многих отношениях своеобразной территории, столь близкой по своей природе к Средиземноморью.

Необходимость составления геоботанической монографии Крыма, конечно, не требует особого доказательства. Такого рода сводка безусловно имела бы большое значение не только для решения практических вопросов, связанных с эксплуатацией и необходимой переделкой природной растительности Крыма, но и для разработки общей типологии растительности Советского Союза, в связи с предстоящим составлением геоботанической карты СССР масштаба 1 : 1 000 000.

В данной статье предлагается для обсуждения схема типологического расчленения растительности всего Крыма в качестве первого опыта в этом направлении. Вместе с тем, эта схема могла бы послужить основой для монографического описания растительности Крыма, а также конспективным обзором всех наиболее крупных единиц его растительности.

В качестве высшей единицы классификации предлагается тип растительности, определяемый как совокупность фитоформаций, эдификаторы или доминанты которых принадлежат к одной и той же био-экологической категории и имеют свою, общую для них географическую область исторического развития.

В качестве примера, поясняющего приведенное выше определение, укажем, что, согласно ему, евразиатские степи и североамериканские прерии должны быть отнесены к разным типам, (хотя в них господствует одна и та же биоэкологическая форма — травянистые ксерофитные многолетники), так как эдификаторы степей и прерий весьма различны по систематическому составу и генезису. Тем более нельзя объединять с евразиатскими степями южноамериканские «пуну» и «парамос», — «тропические степи», как недавно назвал их И. Х. Блюменталь (1956 : 80).[2]

Необходимость историко-генетической трактовки типа растительности, как высшей таксономической единицы, особенно подчеркнули Е. П. Коровин (Коровин и Короткова, 1946) и П. Н. Овчинников (1947, 1948а, 1948б) в своих интересных работах по типологическому расчленению растительного покрова Средней Азии. В статье о типах растительности Тянь-Шаня (Рубцов, 1955) мы присоединились к точке зрения указанных авторов, высказав некоторые дополнительные соображения по этому вопросу. Однако такая точка зрения пока все еще не получила достаточно широкого распространения среди советских геоботаников, хотя ее правомерность как-будто бы и не вызывает принципиальных возражений.

---

[1] Если судить по плодам. В цветущем состоянии мы этих растений не видели.

[2] И. Х. Блюменталь считает, что «Надо понятие „степь" сохранить для наименования группы типов растительности», причем в эту группу степей, кроме южноамериканской «пуны» и «парамос», включаются «степи» Австралии и Новой Зеландии. Едва ли такое предложение можно считать приемлемым, так как в этом случае понятие «степь» вновь становится чрезвычайно широким и расплывчатым. Не лучше ли было бы это понятие оставить только за нашими евразиатскими степями, которые объединить, вместе с внешне сходными с ними фитоценозами других областей, в группу типов травянистой многолетней ксерофитной растительности.

После этих кратких вводных замечаний переходим к выделению типов растительности в пределах Крыма. Нами выделяются:

Лесные типы:

1) широколиственные летнезеленые леса,
2) мелколиственные летнезеленые леса,
3) светлохвойные вечнозеленые леса,
4) можжевеловые (арчевые) редколесья.

Кустарниковые, кустарничковые и полукустарничковые типы:

5) шибляк,
6) фригана,
7) пустынная растительность.

Травяные типы:

8) степная растительность,
9) саванноидная растительность (полусаванны),
10) луговая растительность.

Географическое распространение и генезис перечисленных выше типов, за исключением лугов и мелколиственных лесов, связаны преимущественно с обширной областью Древнего Средиземья в понимании М. Г. Попова (1927, 1949). Таким образом — это древнесредиземноморские типы растительности, в отличие от сходных с ними по биоэкологическим признакам типов, связанных в своем историческом развитии уже с другими областями земли, каковы, например, широколиственные леса Дальнего Востока СССР, пустыни тропических стран и т. п.

Что касается крымских лугов и мелколиственных лесов, то история их формирования, как ценотической единицы, связана не с Древним Средиземьем, а с Бореальной областью. Это бореальные типы растительности, по своей природе чуждые Средиземью (ср. «бетулярный ценотический комплекс» Ю. Д. Клеопова, 1941).

Остановимся теперь, в самых кратких чертах, на характеристике каждого из перечисленных типов и особенно на тех из них, которые еще не получили широкого признания (например, тип фриганы) или даже совсем не освещены в нашей литературе по Крыму (например, тип саванноидной растительности).

1) **Широколиственные** леса довольно подробно описаны в работах Н. Д. Троицкого (1936), Г. И. Поплавской (1948), Б. И. Иваненко (1952), М. А. Кочкина (1952) и других авторов. В своем распространении эти леса почти полностью приурочены к горному Крыму и в целом носят хорошо выраженный европейско-средиземноморский (точнее восточно-средиземноморский) характер («кверцетальный ценотический элемент» Ю. Д. Клеопова). В составе крымских широколиственных лесов отмечаются формации с преобладанием следующих древесных пород:

а) бука крымского — *Fagus taurica* (формация Fageta tauricae); По склонам гор, от 300 до 1400 м над ур. м;

б) граба обыкновенного — *Carpinus betulus* (формация Carpineta betuli); по склонам главного хребта, до 1250 м;

в) дуба скального — *Quercus petraea* (формация Querceta petraeae); по склонам гор, до 1200 м;

г) дуба пушистого — *Quercus pubescens* (формация Querceta pubescentis); по склонам гор, до 400—500 м;

д) дуба черешчатого — *Quercus robur* (формация Querceta roburi); по северному склону второй и отчасти первой крымской гряды, до 500 м;

е) клена Стевена — *Acer stevenii* (формация Acereta stevenii); по склонам гор, от 400 до 1200—1300 м;

ж) ясеня обыкновенного — *Fraxinus excelsior* (формация Fraxineta excelsior); главным образом на северном склоне гор, от 400 до 1200—1300 м;

з) ольхи черной — *Alnus glutinosa* (формация Alneta glutinosae); в речных долинах горного Крыма.

2) **Мелколиственные** леса представлены в Крыму очень слабо и фрагментарно. Отдельными, весьма небольшими участками, вкрапленными среди других типов леса, встречаются осинники (Populeta tremulae). Березняков, как формации, совсем нет. Только в одном месте (Заповедник, верховья р. Улу-Узень) *Betula verrucosa* встречается в более или менее значительном обилии. Однако и здесь она не образует самостоятельного насаждения, а образует второй ярус сосняка — Pinetum silvestris betulosum (Поплавская 1948 : 36).

Ничтожное распространение осиновых и березовых лесов в Крыму объясняется не только современными климатическими условиями, но и историческими причинами. Осину и березу в Крыму следует рассматривать в качестве реликтов ледникового периода, с которым вообще связано распространение бореального элемента на этом полуострове.

3) **Светлохвойные (сосновые)** леса, так же как и другие лесные типы, свойственны исключительно горному Крыму. Лесообразующими породами светлохвойных лесов

являются: сосна крымская (*Pinus pallasiana*), сосна крючковатая (*Pinus hamata* в сосна Станкевича (*Pinus stankewiczi*).

Описание формаций, образуемых этими лесными породами, имеется в указанных выше сводных работах Г. И. Поплавской (1948) и М. А. Кочкина (1952), а также в статьях С. С. Станкова (1933), Н. Д. Троицкого (1936), В. П. Малеева (1948) и др. В последнее время вполне приемлемую классификацию сосновых лесов Крыма предложила в своей кандидатской диссертации Г. Д. Водопьянова (1955). По поводу этой классификации можно сделать лишь замечание, касающееся *Pinus silvestris*. Этого вида, по-видимому, в Крыму нет. Согласно В. Л. Комарову (1934), надо считать, что здесь



Рис. 1. Редколесье из фисташки (*Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) на склонах Карадага. В травяном покрове господствует *Aegilops biuncialis*.

обитает *Pinus hamata* Sosn., — вид крымско-кавказского ареала. Поэтому сосняки, образуемые этим видом, должны быть отнесены к формации Pineta hamatae.

В составе крымских сосновых лесов выделяются три следующие формации:

а) формация крымской сосны (Pineta pallasianae), включающая шесть групп ассоциаций, распространенных в пределах от 150 до 1000 м;

б) формация сосны крючковатой (Pineta hamatae), слагаемая пятью группами ассоциаций, рапространенных в пределах от 700 до 1150 м;

в) реликтовая формация сосны Станкевича (Pineta stankewiczi), в которой выделены всего три ассоциации, из них две ассоциации приурочены к западной части южного Крыма — мысу Айя (Pinetum stankewiczi quercetoso-juniperosum и Pinetum stankewiczi purum), а третья к восточному Крыму — району Судака (Pinetum stankewiczi juniperosum excelsae).

4) **Можжевеловое (арчевое) редколесье** слагается двумя видами древовидного можжевельника (арчи — по-тюркски) — *Juniperus excelsa* и *J. foetidissima*. Первый из этих видов образует редколесья (Junipereta excelsae) только по горным склонам узкой, наиболее теплой зоны южного берега Крыма (до 300—350 м). Редколесья (Junipereta foetidissimae), образуемые вторым видом, свойственны преимущественно северному макросклону главной гряды Крымских гор, в пределах от 300 до 800 м. Оба вида встречаются также и на Кавказе. Общий их ареал имеет типичный средиземноморской характер. По своей структуре крымско-кавказские можжевеловые редколесья сходны со среднеазиатскими, хотя в горах Средней Азии они слагаются иными видами рода *Juniperus* (Рубцов, 1956).

5) **Шибляк.** К этому типу относится растительность, слагаемая гемиксерофильными и ксерофильными листопадными кустарниками. Как известно, термин «шибляк» заимствован из сербского народного языка и введен в научную литературу Адамовичем (Adamovič, 1901, 1906, 1909). Он относил к шибляку растительные сообщества из *Rhus coriaria*, *Paliurus spina christi*, *Cotinus coggygria*, *Cerasus fruticosa* и других видов, из которых многие обитают и в Крыму. Шибляковые сообщества широко распростра-

нены на Кавказе и в Средней Азии, где они в качестве особого типа растительности описываются почти всеми кавказскими и среднеазиатскими ботаниками. Непонятно, почему существование этого типа в Крыму отвергается П. А. Смирновым (1953), который утверждает, что «ни шибляка, ни фриганы в Крыму нет», не давая, однако, такому категорическому утверждению совершенно никакого объяснения.

Следуя С. С. Станкову (1933) и В. П. Малееву (1948), мы выделяем в Крыму следующие наиболее распространенные формации шибляка:



Рис. 2. Группа старых деревьев фисташки (*Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) среди травяного сообщества из *Aegilops biuncialis*.

а) с преобладанием кустарниковидного низкорослого, порослевого пушистого дуба (*Quercus pubescens*); эта антропогенная формация весьма широко распространена по всему горному Крыму, до 400 м над ур. м.;

б) с преобладанием грабинника (*Carpinus orientalis*); сообщества, слагаемые данным видом, свойственны главным образом южному Крыму, где они встречаются повсеместно, как результат уничтожения леса;

в) с преобладанием сумаха (*Rhus coriaria*); формация приурочена только к южному берегу Крыма; встречается довольно часто, хотя и небольшими участками;

г) с преобладанием держи-дерева (*Paliurus spina christi*); вариант шибляка, весьма характерный для всего южного Крыма (особенно для района Севастополя и Балаклавы); изредка встречается в северном Крыму (западные отроги Долгоруковской яйлы);

д) с преобладанием скумпии (*Cotinus coggygria*); формация, свойственная южному Крыму; встречается небольшими участками по каменистым склонам южной экспозиции, особенно часто в районе Судака и Феодосии;

е) с преобладанием различных кустарников и низкоствольных деревьев, имеющих более или менее одинаковое обилие (*Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*, *Pyracantha coccinea* и др.); такого рода смешанные кустарниковые заросли свойственны всему горному Крыму.

6) **Фригана**. Название «фригана», так же как и «шибляк», является термином, заимствованным из языка балканских народов. В нашей современной советской и старой русской литературе ему соответствует понятие «нагорные ксерофиты». Под этим понятием имеется в виду растительность аридных стран, состоящая из ксероморфных кустарников и полукустарников, отчасти многолетних трав, образующих обычно сильно изреженные сообщества по каменистым склонам гор. В пределах Советского Союза тип фриганы или нагорных ксерофитов особенно ярко представлен в Средней Азии и на Кавказе. За пределами нашей страны он известен в Передней Азии, на Балканском полуострове и во всех горных системах Средиземья.

Г. Гамс (Gams, 1954 : 231) указывает, что тип нагорноксерофитной растительности в своем распространении «ограничивается сухими внетропическими областями восточной части северного полушария с преобладанием зимних осадков, и не имеет подлинных эквивалентов на других континентах» (разрядка наша, — *Н. Р.*).

В Крыму тип фриганы представлен слабо. Однако он все же имеется. Сюда мы относим сообщества с преобладанием гемиксерофильных и ксерофильных кустарничков (*Astragalus arnacantha*, *Teucrium polium*, *Convolvulus tauricus*, *Thymus callieri*, *Th. tauricus* и другие виды *Thymus*, *Helianthemum orientale* и другие виды этого рода, *Genista albida*, *Cistus tauricus*).

Участки растительности с преобладанием указанных видов в общем невелики и встречаются спорадически, но во всех высотных поясах горного Крыма. Распространение их связано обычно с крутыми каменистыми и скалистыми склонами. Описани фриганников восточного нагорья Крыма опубликовано недавно в работе Л. А. Приваловой (1956). Трагакантники (Astragaleta arnacanthae) можно наблюдать на горных склонах Карадага (г. Топсек). Ладанники (Cisteta) довольно часто встречаются в зоне южного берега. Наиболее широкое распространение в Крыму имеют сообщества, образованные полукустарничковыми солнцевbooтами (*Helianthemum orientale*, *H. hirsutum*, *H. stevenii*). По сухим каменистым склонам гор небольшие участки этих сообществ постоянно встречаются на всем протяжении высотного профиля Крымских гор — от побережья до Яйлы включительно. Обилие в Крыму *Cistaceae* — «лидера Медитерраниса» — подчеркнул П. А. Смирнов (1953); в цитируемой статье его нет, однако, никаких указаний относительно того, к какому типу следует относить сообщества с преобладанием полукустарничков и кустарничков из этого семейства.

7) **Пустынная растительность.** Этот тип представлен только в равнинном Крыму — на Керченском и Тарханкутском полуостровах и в районе Присивашья. Формирование этого типа на данной территории связано с солонцеватыми почвами, солонцами и солончаками, занимающими здесь порядочные площади.

Общий облик пустынь Крыма чрезвычайно сходен с пустынями Казахстана и Средней Азии, хорошо известными автору этих строк по личным наблюдениям. Наибольшее распространение имеют полынники с преобладанием *Artemisia taurica* (реже *A. lanata*, *A.* aff. *salina*), сарсазанники из *Halocnemum strobilaceum*; часто встречаются небольшие, в виде «пятен», участки растительности с преобладанием *Obione verrucifera*, *Kochia prostrata*, *Camphorosma monspeliacum*. Из однолетних солянок сообщества образуют: *Suaeda altissima*, *S. prostrata*, *S. confusa*, *Salsola brachiata*, *Petrosimonia brachiata*, *Salicornia europaea*.

В отличие от пустынь Турана здесь нет ни биюргунников (Anabasideta), ни поташников (Kalidieta), а также боялычников — ценозов из полукустарниковых видов рода *Salsola*, очень широко распространенных и известных в Средней Азии под имеием боялыша (*Salsola laricifolia*, *S. arbuscula*, *S. rigida*). Все эти виды в Крыму полностью отсутствуют.

8) **Степная растительность** сильно сократилась в Крыму вследствие распашки. В настоящее время остатки растительности этого типа сохранились главным образом на Керченском полуострове, в меньшей степени — на Тарханкутском полуострове и на остальной части равнинного Крыма. Горные степи достаточно хорошо представлены на Яйле (Чернова, 1951; Привалова 1956); степи равнинного Крыма в последнее время освещены в работе Н. Н. Дзенс-Литовской (1950).

На Крымской Яйле описана группа ковыльных формаций (Stipeta stenophyllae, St. pulcherrimae, St. lessingianae, St. capillatae), а также формации типчаковая (Festuceta sulcatae), костровая (Brometa riparii), осочковая (Cariceta humilis). Почти все они, за исключением Cariceta hнmilis, свойственны также и равнинному, степному Крыму. Cariceta humilis, кроме собственно горного Крыма, встречается и в его северных предгорьях. Развитие этой своеобразной степной формации повсюду обусловлено, по-видимому, чрезмерным выпасом скота.

Что касается подтипов степной растительности, то, согласно делению, предложенному Е. М. Лавренко (1956), в пределах Крымского полуострова имеются степи: а) типичные (настоящие), б) луговые, в) пустынные, г) кустарниковые, д) тимьянниковые, е) полусаванновые (саванноидные). Отсутствуют трагакантовые и пустошные (криофильные) степи, свойственные главным образом Средней и Центральной Азии.

Считаем необходимым подчеркнуть, что основные эдификаторы степей Евразии принадлежат к самобытным древне-средиземноморским элементам (Лавренко, 1942).

9) **Саванноидная растительность.** Этот тип до сих пор не приводился для Крыма и описания его совершенно отсутствуют в литературе по данной территории.

К этому типу относится растительность с преобладанием эфемеров и эфемероидов, которую П. Н. Овчинников (1940) предложил называть полусаванной. Вообще же подобного рода растительность описывалась в советской ботанической литературе под самыми различными наименованиями: «полустепи» (Попов, 1940), «эфемеровые пустыни (Коровин, 1934), «жаропокоющиеся луга» (Прозоровский, 1940), «степи-саванны» (Коровин, 1934; Коровин и Короткова, 1946), «субтропической степи» (Сочава, 1954).

С нашей точки зрения для обозначения ценозов, относящихся к этому типу растительности, более приемлемым является термин «саванноиды» (Рубцов, 1952), отражающий саванноподобный ритм их развития. Существование термина «полусаванна», наряду с терминами «полустепь», «полупустыня», нам представляется нежелательным именно потому, что эта очень неопределенная приставка «полу» применяется в нашей ботанико-географической литературе и к сходным, и к различным объектам.

Нельзя признать удачным и название «субтропическая степь», принятое недавно для «Геоботанической карты СССР» в масштабе 1 : 4 000 000 (1956), так как относимые сюда ценозы весьма своеобразны по своему биоэкологическому складу и заметно отличаются от степного типа растительности рядом признаков, на что нами было указано ранее (Рубцов, 1955). В самое последнее время Е. М. Лавренко (1956), в своей статье для XVIII Международного географического конгресса, описывает полусаванны уже как особый тип, отличный от степей.

Саваноидная растительность не имеет в Крыму широкого распространения. Однако она встречается довольно часто, хотя и на небольших площадях. Пожалуй, наиболее часто встречаются ячменники. Это сообщества с резким преобладанием луковичного ячменя (*Hordeum bulbosum*) — высокого злака с ярко выраженным эфемерным периодом развития; ячменники свойственны преимущественно южному берегу, где они небольшими участками попадаются на глаза всюду (на скелетных почвах типа горных коричневых). Вместе с ячменниками встречаются пырейники с преобладанием *Elytrigia trichophora*, а также бородачевники с преобладанием *Andropogon ischaemum*. Все эти сообщества, как известно, особенно широко развиты в Передней и Средней Азии.

К саванноидному типу следует причислить сообщества, слагаемые таким однолетним эфемерным злаком, как *Aegilops biuncialis*. Довольно значительные площади, занятые растительностью с преобладанием эгилопса, можно наблюдать на южных горных склонах Карадага. Любопытно, что по фону такого своеобразного эфемерового травяного покрова здесь разбросаны единичные деревья или группы фисташки (*Pistacia mutica* Fisch. et Mey.), которые придают местному ландшафту саванновый облик.

Более подробному описанию всех этих саванноидных сообществ должна быть посвящена особая работа, поскольку они еще совсем не известны в литературе по Крыму.

10) **Луга.** Этот тип растительности представлен главным образом на нагорьях Крыма, на Яйле. Что же касается пойменных лугов, то они развиты очень слабо, так как крымские реки весьма незначительны по своей водоносности.

На Яйле, судя по имеющимся данным (Чернова, 1951; Прималова, 1956), довольно широко распространены злаковые луга: коротконожковые (Brachypodieta pinnati), овсяницевые (Festuceta pratensis), пырейные (Elytrigieta repentis). Вместе со злаковыми здесь обычны и разнотравные луга — манжетковые (Alchimilleta), гераниевые (Geranieta sanguinei), клеверные (Trifolieta). Луговая растительность Яйлы в целом имеет остепененный характер и нередко близка по своему составу к луговым степям. Таковы, например, сообщества с преобладанием *Filipendula hexapetala*, *Hypericum perforatum*, *Galium verum*, в сложении которых участвует много мезоксерофильных (лугово-степных) видов. Кроме того, и вышеназванные злаковые луга постоянно имеют примесь лугово-степного экологического элемента.

В пойменных лугах Крыма, несмотря на их весьма слабое развитие, можно наблюдать многие из тех растительных сообществ, которые вообще свойственны лугам речных долин в степной зоне европейской части СССР. Наряду с типичными (мезофитными) лугами, представленными главным образом пырейниками (Elytrigieta repentis), очень обычны остепненные и галофитные варианты: житняковые, лисохвостные и бескильницевые луга (с преобладанием *Agropyron pectiniforme*, *Alopecurus ventricosus* *Puccinellia brachylepis*). Заболоченные участки представлены сообществами из *Heleocharis eupalustris*, *Scirpus tabernaemontani* и других видов, обычных для подобных местообитаний.

В целом, как было уже сказано выше, луговая растительность Крыма сформирована эдификаторами бореального происхождения. Следует отметить, что в составе горных лугов Яйлы имеется немало и средиземноморских видов, но они занимают в этих лугах подчиненное положение и по большей части относятся не к типичному луговому (мезофильному), а к гемиксерофильному элементу.

Литература

Блюменталь И. Х. (1956). К вопросу о классификации степей. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Водопьянова Г. Д. (1955). Фитоценологическая классификация сосновых лесов Крыма. Автореф. диссерт.— Геоботаническая карта СССР, под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. (1956). Изд. АН СССР. — Дзенс-Литовская Н. Н. (1950). Растительность степного Крыма. Уч. зап. Лен. гос. унив., 125, сер. географ., 7. — Иваненко Б. И. (1952). Дубравы Крыма. В кн.: Дубравы СССР, *IV*. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Мат. по ист. флоры и растит. СССР, *I*. — Комаров В. Л. (1934). Флора СССР, *I*. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и южного Казахстана. — Коровин Е. П. и Е. Е. Короткова. (1946). Типы растительности Средней Азии. Тр. Ср.-аз. унив., нов. сер., 8. — Кочкин М. А. (1952). Леса Крыма.— Лавренко Е. М. (1942). О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области. Сов. бот., 1—3. — Лавренко Е. М. (1956). Травяная растительность субтропических континентальных районов СССР. В кн.: Вопросы географии. Сб. статей для XVIII Международного географического конгресса. — Малеев В. П. (1948). Растительность южного Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада им. Молотова, *25*, 2. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности Средней Азии. Сов. бот., 3. — Овчинников П. Н. (1947). О принципах классификации растительности. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 2. — Овчинников П. Н. (1948а). О главнейших типах древесной растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 6. — Овчинников П. Н. (1948б). О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 9. — Поплавская Г. И. (1948). Растительность горного Крыма. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3, Геоботаника, *5*. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Ср.-аз. унив., 15. — Попов М. Г. (1940). Растительный покров Казахстана. Тр. Казахст. фил. АН СССР, 20. — Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. Матер. к познан. фауны и флоры СССР, отд. бот., нов. сер., 5. — Привалова Л. А. (1956). Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, *26*. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, *2*. — Рубцов Н. И. (1952). Растительный покров Казахстана. В кн.: Очерки по физической географии Казахстана. — Рубцов Н. И. (1955). О типах растительности Тянь-Шаня. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. бот., *60*, 5. — Рубцов Н. И. (1956). Ксерофитные редколесья, нагорные ксерофиты и субтропические степи. В кн.: Растительный покров СССР (пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000). — Смирнов П. А. (1953). Ботанические работы в горном Крыму. Бюлл. Моск. общ. испыт., прир., нов. сер., отд. бот., *58*, 4. — Сочава В. Б. (1954). Геоботаническая карта СССР. Природа, 10. — Станков С. С. (1933). Основные черты в распределении растительности южного берега Крыма. Бот. журн. СССР, 1—2. — Троицкий Н. Д. (1936). Растительность известняков и неизвестновых пород в Крымском заповеднике. Бот. журн. СССР, 5. — Чернова Н. М. (1951). Растительный покров западных яйл Крыма и их хозяйственное использование. Тр. Гос. Никитск. бот. сада им. Молотова, *25*, 3. — Adamović L. (1901). Die Sibljak-Formationen, ein wenig bekanntes Buschwerk der Balkanländer. Engler's Bot. Jahrb., *31*. — Adamović L. (1906). Über eine bischer nicht unterschiedene Vegetationsformation der Balkanhalbinsel, die Pseudomacchie. Verh. der Zool. Bot. Ges. in Wien, *56*, 4. — Adamović L. (1909). Die Vegetationsverhältnisse der Balkanländer (Mösische Länder), umfassend Serbien, Altserbien, Bulgarien, Ostrumelien, Nordturakien und Nordmazedonien. Die Vegetation der Erde, 11, Leipzig. — Gams H. (1954). Die Tragacanta-Igelheiden der Gebirge um das Kaspische, Schwarze und Mittelländische Meer. Sonderdruck aus: Pflanzenwelt Spanies. Ergebnisse der Internat. Pflanzengeographischen Exkursion im Jahre 1953.

Никитский
Ботанический сад,
Ялта.

(Получено 28-III 1957).

Г. П. Мизунов

ВТОРИЧНОЕ ЦВЕТЕНИЕ МНОГОЛЕТНИХ ЛУКОВ

Из литературных данных (Коржинский, 1882; Шрейбер, 1908; Мальцев, 1913; Илличевский, 1925, 1931; Галахов, 1937) известно, что вторичное цветение растений — довольно-таки частое явление и что главной причиной, вызывающей его, является теплая, влажная и солнечная погода в осеннее время года. Сведений о вторичном цветении многолетних луков нет.

В работе С. О. Илличевского (1931) находим указание, что растения семейства сложноцветных, гвоздичных, мотыльковых и других «постоянно цветут вторично» (стр. 388), тогда как данных о вторичном цветении растений из семейств *Orchideae*. *Ulmaceae*, *Crassulaceae* и ряда других нет. «Точно так же, например, не известно ни одного случая второго цветения такого большого и обычного у нас рода, как *Allium*» (стр. 388). Вопреки этому утверждению, нашими наблюдениями в Тимирязевской сельскохозяйственной академии установлено, что встречаются виды *Allium* с ежегодно повторяющимся вторичным цветением.

Причину вторичного цветения многолетних луков мы не связываем с какими-то специфическими климатическими условиями. На протяжении пяти лет погодные условия были самыми разнообразными, однако вторичное цветение определеных форм лука закономерно повторялось из года в год.

По нашему мнению, вторичное цветение многолетних луков определяется не столько погодными условиями, сколько природными свойствами самих видов. Изучая время заложения генеративных органов (стрелок) в луковицах шнитт-лука отбора овощной станции и лука-батуна апрельского, мы смогли ближе подойти к объяснению причины вторичного (осеннего) стрелкования и цветения луков.

На основании проведенных исследований было установлено, что эти луки обладают большой скороспелостью новых зачатков, а следовательно, и высокой степенью ветвления. В течение лета и осени у них непрерывно образуются все новые и новые ветви (побеги), в результате чего в кусте одного и того же растения имеются побеги различного возраста.

Заложение генеративных органов в побегах различного возраста происходит не одновременно: обычно, чем позже образовались побеги, тем позже в них формируются и генеративные органы, и поэтому возраст генеративных органов в кусте одного и того же растения бывает не одинаковый.

Наши исследования показали, что образование первых генеративных органов в пристреночных луковицах шнитт-лука отбора овощной станции и лука-батуна апрельского происходит в июле. Раньше заложившиеся генеративные органы заканчивают полностью свой рост и развитие в этом же году.

Стрелки, образовавшиеся в августе—сентябре, обычно зимуют, а на следующий год цветут и дают семена.

В очень поздно образовавшихся побегах генеративные органы в текущем году вообще не успевают заложиться, заметное формирование их в этих побегах происходит только весной следующего года в мае. В это время на стрелках, заложившихся в луковицах в июле прошлого года, уже идет цветение. Для осуществления этого важнейшего биологического процесса растением расходуется большое количество пластического материала. Вследствие недостатка пищи и при определенной корреляционной зависимости в развитии растения (при активном росте верхушки все ниже расположенные почки оказываются менее деятельными), генеративные органы, заложившиеся весной текущего года, растут и развиваются очень медленно. Активный рост их начинается только после цветения и созревания семян. К концу лета за счет роста и развития этих генеративных органов происходит вторичное стрелкование, а затем и цветение луков. В это время в кустах упомянутых луков имеются старые (отмершие) и вновь появившиеся стрелки.

Вторичное цветение (на вновь появившихся стрелках) начинается в конце августа — начале сентября и продолжается до глубокой осени. Семена от вторичного цветения в наших условиях вызревают только в исключительно благоприятные годы. В течение пяти лет наблюдений нам удалось собрать второй урожай семян только однажды, в 1955 г., когда была сухая, теплая и продолжительная осень.

Описанный цикл развития скороспелых и сильно ветвящихся многолетних луков закономерно повторяется из года в год, но, в зависимости от погодных условий вегетационного периода, вторичное цветение у них происходит в различные сроки и бывает то более, то менее обильным. В дождливые и холодные годы процент вторично цветущих растений резко сокращается.

Таким образом, вторичное цветение у скороспелых и сильно ветвящихся многолетних луков вызывается не погодными условиями, а вообще свойственно природе этих растений.

У позднеспелых и слабо ветвящихся видов многолетних луков вторичного цветения в условиях нашей местности никогда не наблюдалось.

Литература

Галахов Н. Н. (1937). Вторичное цветение растений. Популярн. естеств.-историч. журн., 1. — Илличевский С. (1925). Две аномалии в цветении растений. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — Илличевский С. О. (1931). Второе цветение, его механизм и причины в связи с условиями цветения вообще. Журн. Русск. бот. общ., 5. — Коржинский С. (1882). Очерк флоры окрестностей г. Астрахани. Тр. общ. естествоиспыт. при имп. Казанск. унив., *X*, 6. — Мальцев А.

(1913). Об осеннем цветении *Caltha palustris* L. и некоторых других растений. Тр. Бюро по прикладн. бот., *6*. — Шрейбер А. Ф. (1908). Причины вторичного (осеннего) цветения растений. Изв. Вост.-сиб. отд. географ. общ., *39*.

Московская
Сельскохозяйственная академия
им. К. А. Тимирязева.

(Получено 3 XII 1956).

П. П. Поляков

К БИОЛОГИИ ПОЛЫНИ ПОДРОДА *SERIPHIDIUM* (Bess.) Rouy

Все виды полыни подрода *Seriphidium*, за малым исключением, как отмечает И. М. Крашенинников (1946), характерны для так называемых засоленных местообитаний (современные морские побережья, орошаемые и окропляемые соленой морской водой, богатый легко растворимыми солями субстрат сухих степей и пустынь в глубине материков). Помимо этого, немало видов *Seriphidium* распространены в горах, местами достигающих альпийских высот. Все это свидетельствует о чрезвычайно широком размахе экологической приспособляемости указанной группы. Что же касается биологии полыней этого подрода, то мы имеем далеко не ясные и отчасти неверные представления. Это обусловлено в значительной степени недостаточными знаниями в области сравнительной морфологии *Seriphidium* и отсутствием точности в полевых наблюдениях. Все это невольно связывается с некритическим отношением к некоторым понятиям, применяемым к *Seriphidium*, например: «бутон полыни», «начало бутонизации», «фаза бутонизации» (Попова и Проскурякова, 1955). Подобные выражения, встречающиеся, кстати сказать, и у других авторов геоботанических работ, несомненно навеяны прежними флористическими работами. Так, у Вильденова (Willdenow, 1880) корзинки полыни именовались цветком, а обертка чашечкой. Совершенно очевидно, что недоразвившаяся корзинка никак не соответствует понятию бутона, а потому и выражения «бутон полыни», «бутонизация полыни», «фаза бутонизации полыни» ни в коем случае не могут быть применимы к корзинке, как извращающие обычное значение этого понятия.

Неясный вопрос в биологии полыней *Seriphidium* — истинное время их цветения и плодоношения. Существует лишь общераспространенное представление, принимаемое за доказанное, о цветении полыней осенью.

Следуя этому недоказанному положению, Л. И. Попова и Т. А. Проскурякова (1955) полагают, что начальный период формирования корзинок тяньшанской полыни, или как они называют «фаза бутонизации» ее, начинается в июле (9 VII) и продолжается до конца августа; лишь в сентябре (10 IX), по их мнению, происходит цветение, т. е. в то время года, когда вегетационный период очень многих растений бывает закончен или заканчивается. При этом никаких данных, подтверждающих наличие фазы цветения в это именно время указанными авторами не приводится, хотя можно предполагать, что она определялась по состоянию корзинок (открытая обертка и обильное количество пыльцы в цветках). Однако остается неизвестным, насколько это состояние фактически соответствует периоду цветения.

В связи с этим мне хотелось бы уточнить некоторые морфологические и биологические особенности полыней *Seriphidium* на основании личных наблюдений в природе. Нами выяснено, что цветки *Seriphidium*, в отличие от других групп полыни, — самоопыляющиеся, так как венчик во время цветения бывает всегда закрыт, зубцы его сходятся верхушками и краями и запаяны выделениями эфирного масла. Лишь впоследствии, когда начинает созревать плод, зубцы венчика отгибаются; в это время в трубке всегда оказывается много неиспользованной пыльцы, которая при сотрясении растения легко разлетается. Весьма своеобразно устроена и обертка у полыней этого подрода. В очертании она яйцевидная или удлиненнояйцевидная, состоит из 4—7 рядов пленчато окаймленных листочков, черепитчато налегающих друг на друга; наружные листочки всегда очень мелкие, овальные или широкоовальные, внутренние — удлиненные, ланцетовидные или эллиптические, обычно выпуклые, сходятся верхушками, вследствие чего все цветки оказываются полностью закрытыми и изолированными извне.

Таким образом, обертка в процессе длительного приспособления растения к засушливым условиям приобрела защитные функции, предохраняя цветки от высыхания, что, с другой стороны, способствовало, по-видимому, образованию клейстогамии.

Такое устройство, имеющее характер замкнутого вместилища, обертка сохраняет в течение летних месяцев, включая фазу цветения. Только по мере созревания семянок, листочки ее несколько выпрямляются или даже отгибаются наружу, благодаря чему обнажаются цветки. Примерно в это же время или чуть позднее происходит раскрывание венчиков. Это состояние *Seriphidium*, связанное с «пылением» и обычно датируемое

сентябрем, совершенно очевидно, не имеет никакого отношения к фазе цветения. У некоторых видов: *Artemisia santolina* Schrenk, *A. kaschgarica* Krasch. и *A. fedtschenkoana* Krasch. листочки обертки в конце вегетации не только отгибаются, но и полностью опадают вместе с семянками; однако у большинства видов подрода этого не наблюдается.

Распознавание фазы цветения *Seriphidium* имеет практическое значение, например при отгонке эфирного масла, так как наибольшее количество его в растении совпадает со временем цветения и началом плодоношения. Согласно нашим наблюдениям над *Artemisia transiliensis* P. Pol., это состояние приурочивается к концу июля или к первой половине августа. При этом необходимо заметить, что цветение зависит от сезонного состояния погоды, и поэтому по годам оно не ограничивается строго определенными числами указанных месяцев.

Кроме того, по мнению И. М. Крашенинникова (1946), у *Seriphidium* во время летнего засушливого периода наблюдается состояние покоя, т. е. происходит временное затухание ритма развития. Подобное явление нам приходилось встречать, например, в центральном Казахстане, где обширные площади полузасохшей полыни лишь осенью, после прошедших дождей, начинали проявлять признаки жизни, — у полыней появлялись молодые бесплодные побеги и мелкие листья. В этом состоянии (при отсутствии плодоносящих стеблей) растения перезимовывали. Причиной вынужденного покоя в этом случае послужила не только летняя сухость, как считает И. М. Крашенинников, но и отсутствие весенних дождей.

В связи с этим мне хотелось бы привести эпизод, связанный с обработкой двух годичных сборов *Seriphidium* с Мангышлака (восточное побережье Каспийского моря). В этой коллекции не оказалось вполне сформированных кустиков полыни и корзинок, причиной чего были бездождная весна и бесснежная зима. Это подчеркивает, что весеннее состояние погоды оказывает на развитие *Seriphidium* не меньшее, а может быть и большее значение, чем летнее.

Что касается видов *Seriphidium*, произрастающих на Алтае, в Тянь-Шане, Памиро-Алае, то здесь у них нет вынужденного состояния покоя, так как климатические условия летом в горах не отличаются чрезмерной сухостью, столь свойственной пустынным равнинам Средней Азии. По-видимому, его нет и у видов *Seriphidium*, обитающих в северной части степей.

Литература

Крашенинников И. М. (1921). К систематике рода *Artemisia*. Бот. матер. Гербария Главн. Бот. сада РСФСР, *II*. — Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евроазиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, *II*. — Попова Л. П. и Т. А. Проскурякова. (1955). Исследование некоторых видов полыней Тянь-Шанской области Киргизской ССР. Тр. Инст. бот. АН Кирг. ССР, 2. — Willdenow. (1880). Species plantarum. *III*.

Институт ботаники
Академии наук Казахской ССР,
Алма-Ата.

Получено 16 V 1956).

Р. В. Ганжа

К БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ *TRICHOLOMA FLAVOVIRENS* (PERS. EX FR.) LUND.

В условиях Полтавской области зеленушка или рядовка (*Tricholoma flavovirens* [Pers. ex Fr.] Lund.) появляется в сосновых лесах только со второй половины августа и плодоносит до глубокой осени. Особенно благоприятные условия для развития гриба наступают со второй половины октября. Плодовые тела зеленушки, развивающиеся в августе бывают невелики, в то время как в октябре встречаются наиболее роскошно развитые экземпляры и, кроме того, в этом месяце они появляются в значительно большем числе. В сосновых лесах зеленушка особенно обильно плодоносит в пониженных местах, хотя встречается также по склонам и по песчаным горбам.

Первые стадии своего развития плодовое тело зеленушки проходит под землей, заметным оно становится только тогда, когда оно уже сформировалось и начинает быстро расти, приподнимая бугорком землю. Эти земляные бугорки и трещины в позднеосеннее время сильно взгорбливают почву и взрыхляют ее.

В отдельные годы после 7—10 ноября наступает период усиленных атмосферных осадков, который уже в конце месяца сменяется более сухой погодой со значительным понижением температуры; с наступлением заморозков плодоношение гриба прекра-

щается; при отсутствии же заморозков зеленушка плодоносит на протяжении всего ноября. При заморозках (температура минус 5—7° С) наблюдается характерное проламывание мерзлой сильно увлажненной с осени почвы плодовыми телами грибов; последние, выйдя на поверхность, замерзают, становятся очень твердыми, а при оттаивании оказываются как бы пропитанными водой и быстро сгнивают. Между тем, рядом с такими плодовыми телами из почвы продолжают появляться новые плодовые тела, которые без почвенной защиты также не выдерживают ночного промораживания и после оттаивания оказываются мертвыми. Такое явление наблюдается в период установившихся постоянных заморозков, что в условиях Полтавской области бывает в первой или второй декаде декабря. Однако часто случается, что заморозки уже в ноябре останавливают появление плодовых тел шляпочных грибов во всех лесных формациях.

Примечательно, что зеленушка способна проламывать мерзлую почву глубокой осенью, при этом почва раскалывается на крупные куски, достигающие 2—3 см в толщину; отвороченные грибом куски мерзлой почвы лежат, опираясь на край плодового тела.

Пролом мерзлой почвы изнутри не может происходить без значительного давления на нее со стороны плодового тела. Для определения силы давления гриба нами был проведен опыт по увеличению давления сверху на растущее плодовое тело зеленушки. С этой целью на едва заметный бугорок земли клалась, как опора для последующего увеличения груза, кафельная плитка весом в 200 г. При росте гриба она обычно склонялась в какую-либо сторону вследствие неравномерного роста отдельных частей ножки и шляпки гриба (плодовое тело зеленушки обычно растет так, что оно показывается через трещину в почве одним своим краем). Тогда со стороны уклона (в меру обозначения контура шляпки гриба) под эту кафельную плитку (площадью 12×12 см) нами подкладывался обломок древесины, либо плоские камушки и т. п., и на кафельную плитку сверху накладывался груз в виде кирпичей, камней и т. д. Этот груз в дальнейшем взвешивался.

Для молодых плодовых тел, шляпки которых находились еще под землей, предельный груз (в среднем для 30 проб) оказался равным 1.5 кг, от такого груза молодые плодовые тела не разрушались. Груз оставался на отобранных грибах с установленными на них кафельными плитками. Затем, при появлении шляпки плодового тела гриба над землей, груз увеличивался до 2.5 кг. Этот груз при равномерно распределенной нагрузке плодовые тела выдерживали хорошо. При дальнейшем росте гриба (удлинении ножки и развертывании шляпки) груз увеличивался. Предельной нагрузкой оказался груз в 5.0 кг. Более тяжелый груз обламывает даже самые крупные плодовые тела зеленушки. Таким образом, с возрастом гриба возрастает его способность выдерживать все более усиливающееся давление сверху, этой способностью объясняется и разламывание мерзлой почвы растущими плодовыми телами зеленушки.

Полтава. (Получено 5 VII 1957).

Н. Х. Осмола

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ТАННИДОВ В ЛИСТЬЯХ СКУМПИИ *COTINUS COGGYGRIA* SCOP.

Скумпия (*Cotinus coggygria* Scop.) — быстро растущий лесной кустарник, дающий сырье для текстильной, фармацевтической, химической и дубильно-экстрактовой промышленности. Особенно велико ее значение как источника естественного дубильного сырья.

Дубильные экстракты, получаемые из листьев скумпии, принадлежат к числу наиболее высококачественных, с их помощью выделываются лучшие сорта тонких кож. Возникает необходимость создания специальных технических скумпиевых плантаций — базы высококачественного естественного дубильного сырья.

С целью определения целесообразности разведения этого растения в западных областях УССР, мы в 1954 и 1955 гг. исследовали содержание таннидов в листьях местных форм скумпии. Для того, чтобы установить, когда содержание таннидов в листьях этого растения является максимальным, мы изучали динамику накопления их в течение вегетационного периода.

В западных областях УССР произрастают две формы скумпии — пурпурнолистная и зеленолистная. Мы попытались установить, которая из них является наиболее таннидоносной в местных условиях. Сбор листьев производился раз в месяц с одних и тех же кустов, произрастающих в районе г. Львова. Листья высушивались в тени и из них составлялись средние пробы для анализа.

Возраст кустов пурпурнолистной формы равнялся 3—4 годам, а зеленолистной 7—8 годам. Определение содержания таннидов в листьях производилось по методике

ВЕМ (Всесоюзный единый метод исследования в кожевенном производстве дубильных материалов), в соответствии с которой дубильный экстракт взбалтывался с гольевым порошком.

Результаты исследований, представленные в приводимой нами таблице, показывают, что скумпия, произрастающая в западных областях УССР, является весьма таннидоносной.

Наименьшее количество таннидов в листьях обеих форм наблюдалось в июне (15.5% у пурпурнолистной и 13.77% у зеленолистной, в пересчете на абсолютно сухой вес). Доброкачественность дубильного экстракта (Д) в это время равнялась 43.2% у пурпурнолистной формы и 41.3% у зеленолистной.

На протяжении вегетационного периода содержание таннидов в листьях скумпии постепенно возрастало. Наивысшее количество их у пурпурнолистной формы наблюдалось в сентябре и октябре (соответственно 31.01 и 33.11% в пересчете на абсолютно сухой вес). Доброкачественность дубильного экстракта составляла в сентябре 62.1%

Динамика накопления таннидов в листьях *Cotinus coggygria* Scop.

Время сбора	Аналитическая влажность (в %)	Содержание (в %)						
		ОСО (общий сухой остаток)	Р (растворимые вещества)	НР (нерастворимые вещества)	НТ (нетанниды)	TH_1 * (таниды)	TH_2 * (таниды)	Д (доброкачественность)
Пурпурнолистная форма								
24 VI 1955 . . .	10.42	33.60	32.16	1.44	18.27	13.89	15.50	43.2
22 VII 1955 . . .	7.09	44.58	43.68	0.90	19.87	23.81	25.62	54.5
23 VII 1954 . . .	11.51	41.32	39.97	1.35	18.52	21.45	24.24	53.7
24 VIII 1955 . . .	9.08	44.58	43.36	1.22	18.64	24.72	27.19	57.0
25 VIII 1954 . . .	9.87	46.04	44.46	1.58	19.15	25.31	28.08	56.9
23 IX 1955 . . .	9.56	46.14	45.16	0.98	17.12	28.04	31.01	62.1
15 X 1955 . . .	9.04	49.32	47.41	1.91	17.28	30.13	33.11	63.6
17 X 1954 . .	10.41	51.26	48.79	2.47	19.32	29.47	32.89	60.4
Зеленолистная форма								
22 VI 1954 . .	7.82	32.43	30.72	1.71	18.03	12.69	13.77	41.3
24 VII 1954 . . .	9.27	36.11	35.29	0.82	18.97	16.32	17.98	46.2
26 VII 1955 . . .	7.12	37.06	36.10	0.96	19.25	16.85	18.15	46.7
23 VIII 1954 . . .	6.94	41.37	40.01	1.36	20.48	19.53	20.99	48.8
24 VIII 1955 . . .	9.87	40.09	38.86	1.23	19.84	19.02	21.09	48.9
24 IX 1954 . . .	9.18	41.32	40.20	1.12	21.12	19.08	21.00	47.5
23 X 1954 . . .	6.65	42.58	40.91	1.67	21.56	19.35	20.72	47.3
25 X 1955 . . .	7.93	43.20	40.88	2.32	20.81	20.07	21.80	49.1
17 XI 1954 . . .	8.27	42.15	39.23	2.92	20.11	19.12	20.84	48.7

и в октябре 63.6%. В листьях зеленолистной формы содержание таннидов достигло максимума уже в августе (20.99% от абсолютно сухого веса), доброкачественность дубильного экстракта в это время равнялась 48.8%. В дальнейшем у этой формы содержание таннидов почти не изменялось до конца вегетационного периода.

Полученные данные говорят о том, что пурпурнолистная форма является хозяйственно более ценной, чем зеленолистная, как по содержанию таннидов, так и по их доброкачественности.

Имеются литературные данные о том, что наибольшее количество дубильных веществ в листьях скумпии было установлено в июле и августе, после чего оно снижалось, но наши исследования показали, что в условиях западных областей УССР подобная закономерность не имеет места. Наиболее благоприятное время для сбора листьев скумпии в западных областях УССР сентябрь—октябрь, так как в это время наблюдается максимальное содержание таннидов. Согласно литературным источникам, наиболее таннидоносной является скумпия, произрастающая в Крыму и на Кавказе, однако и собранное в западных областях УССР это растение по таннидоносности почти не уступает крымской и кавказской скумпии.

---

* TH_1 — танниды в пересчете на сухое вещество; TH_2 — танниды в пересчете на абсолютно сухое вещество.

Высокое содержание таннидов в листьях скумпии, произрастающей в западных областях УССР, объясняется, по-видимому, благоприятным влиянием влажного и теплого климата при большой длительности вегетационного периода. Местная скумпия, особенно пурпурнолистная ее форма, является весьма перспективным растением для производства высококачественного дубильного экстракта, столь необходимого кожевенной промышленности.

Львовский лесотехнический институт.

(Получено 20 XII 1957)

Н. Т. Картавенко

ЛИСТВЕННИЧНАЯ ГУБКА (*FOMITOPSIS OFFICINALIS* [VILL.] BOND. ET SING.) В ОСТРОВНЫХ БОРАХ ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ

Значительно оторванные от основного ареала распространения сосны, на границе со степью, произрастают боры Джабык-Карагайский, Санарский, Уйский и некоторые другие.

Главной породой в этих борах является сосна обыкновенная; в смеси с ней местами произрастают лиственница сибирская, береза бородавчатая, осина. Небольшие участки древостоев лиственницы сибирской чистого состава имеются в Санарском, Джабык-Карагайском и Уйском борах. Преобладают перестойные древостои.

При изучении грибных болезней сосны островных боров, нами производился также учет повреждений грибами некоторых сопутствующих пород, в частности лиственницы сибирской.

Как показали исследования, на этой породе в данных условиях встречаются следующие виды грибов-паразитов: сосновая губка (*Phellinus pini* [Thore ex. Fr.] Pil.=*Trametes pini* Fr.), трутовик Швейнитца (*Phaeolus schweinitzii* [Fr.] Pat.=*Polyporus schweinitzii* Fr.), серножелтый трутовик (*Laetiporus sulphureus* [Bull. ex Fr.] Bond. et Sing.=*Polyporus sulphureus* Bull. ex Fr.) и лиственничная губка (*Fomitopsis officinalis* [Vill.] Bond. et Sing.=*Fomes officinalis* [Vill.] Nenm.).

Указанные виды грибов широко известны для других районов страны, но для островных боров южного Зауралья они не отмечались. Лиственничная губка представляет особенный интерес, так как образует здесь, в условиях засушливого климата, нормально развитые плодовые тела; образование же плодоносцев у других видов удается наблюдать редко. По указаниям А. С. Бондарцева (1953), Н. Т. Картавенко (1955), К. Е. Мурашкинского (1927), лиственничная губка встречается на живых лиственницах и кедрах в Сибири и на Урале. А. С. Бондарцев отмечает этот вид также на пихтах и соснах в Сибири и в европейской части СССР, где произрастают лиственница и кедр. По данным Л. В. Любарского (1934), лиственничная губка довольно часто встречается на лиственнице даурской в материковой части Дальнего Востока и на Сахалине. Имеются также указания в литературе (Faull, 1916) о поражении лиственничной губкой 16 различных хвойных пород из родов *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* и *Tsuga*.

Плодовые тела лиственничной губки, собранные с лиственницы, произрастающей в островных борах южной лесостепи Зауралья, внешне почти не отличаются от плодоносцев этого вида, встречающихся на других породах и в других районах исследований. Характерно только резкое уменьшение длины трубочек с гимениальным слоем, едва достигающих 2—3 мм. Шляпки 10—12×15—20×3—8 см, крепкие, с возрастом делающиеся ломкими, от копытообразной до цилиндрической формы, толстые, беловатые или слегка желтоватые, бороздчатые, с бледными желтыми или коричневатыми зонами. Споры округлые, до яйцевидных, бесцветные, 5×3 μ.

По указанию различных авторов, заражение лиственницы лиственничной губкой происходит через обломленные сучья. В условиях островных боров этот гриб образует плодовые тела чаще всего в нижней части ствола, на высоте до 2—2.5 м от шейки корня, в местах с глубокими зарубами или другими травмами, причем гниль древесины концентрируется также в нижней части ствола. Пораженная древесина окрашивается сначала в светло-бурый, затем — в бурый цвет; впоследствии на ней по годичным слоям и по радиусу появляются трещины, которые нередко заполняются замшевидной пленкой грибницы. Древесина в конечном итоге распадается на призматической формы кусочки.

Нахождение плодовых тел грибов в нижней части стволов лиственницы свидетельствует о том, что заражение лиственничной губкой лиственницы в островных борах лесостепного Зауралья может происходить не только через обломы сучьев, но и даже чаще через глубокие раны на деревьях.

Литература

Бондарцев А. С. (1953). Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. — Картавенко Н. Т. (1955). Грибы, вызывающие гниль древесины кедра на Урале. Тр. Инст. биолог. УФАН СССР, *5*. — Любарский Л. В. (1934). Материалы по грибным болезням леса и разрушителям древесины в Южно-Уссурийском крае. Вестн. ДВ фил. АН СССР, 9. — Мурашкинский К. Е. (1927). Лиственничная губка. — Faull J. H. (1916). *Fomes officinalis* a timber-desroying fungus. Trans. Roy. Canad. Inst. Toronto, *XI*. — Lowe J. L. The *Polyporaceae* of New York State (Pileate Species). Bull. N. Y. St. College Forestry, Techn. Publ., *41*.

Уральский филиал
Академии наук СССР,
Свердловск.

(Получено 22 II 1957).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

В. М. Понятовская

О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

(С обзором англо-американской[1] литературы)

В основе фитоценологического изучения растительного покрова лежит сравнительный анализ строения составляющих его сообществ; строение это рассматривается как оформление, внешнее выражение взаимодействия между компонентами сообщества и между ними и средой. «Структура фитоценоза есть не что иное, как оформление результатов жизненной конкуренции и „сживания" многих особей в фитоценозе» (Шенников, 1938 : 455). «Под структурой ценозов можно понимать форму использования среды растениями, входящими в их состав. Внешним проявлением структуры ценозов является характер размещения в пространстве и времени надземных и подземных органов растений. Структура ценозов зависит от состава компонентов, от условий среды, от характера воздействия человека, от прошлого ценозов. Каждой стадии развития ценозов соответствует особый тип их строения; от структуры зависит урожайность». (Работнов, 1950в : 50). На необходимость разбора сложения сообщества для понимания его существа, закономерностей его развития и смен неоднократно указывали В. Н. Сукачев (1909, 1913, 1917, 1919, 1923, 1928, 1931, 1950а, 1950б, 1956, 1957)[2], А. А. Алехин (1910, 1925, 1926а, 1926б, 1931б, 1933, 1941, 1944, 1946), Л. Г. Раменский (1915, 1925, 1929, 1937, 1938, 1952, 1954), А. П. Шенников (1917, 1921, 1923, 1937, 1938, 1954), А. А. Уранов (1925, 1935, 1955), Е. М. Лавренко (1926, 1928, 1931, 1941, 1944, 1947, 1952, 1955), Т. А. Работнов (1950в, 1951), М. В. Марков (1951, 1954), Б. А. Тихомиров (1956) и многие другие. Значение учета особенностей структуры растительного покрова (точнее — распределения растений в сообществах) подчеркивается в работах по применению геоботанических методов при геологических и гидрогеологических исследованиях (Викторов, 1947, 1955; Востокова, 1955). Знание морфологии сообществ немало способствует решению наиболее важного вопроса в биогеоценологии — изучению взаимного обмена веществом и энергией между всеми компонентами биогеоценоза (Сукачев, 1931, 1954, 1956; Лавренко, 1955).

Изучение структуры должно производиться в строго ограниченных рамках сообщества, служа познанию его как целого. Степень детальности морфологического анализа может быть различна в зависимости от задач, стоящих перед исследователем, но никогда не должна вести к потере представления о целостности сообщества и дроблению его на отдельные элементы, его составляющие. Наиболее полно эти требования выражены в работах советских фитоценологов. Среди англо-саксонских экологов существуют два различных направления: школа динамической экологии, воспринимающая фитоценоз как целое, и сторонники «индивидуалистического понимания ассоциации», дробящие ее на отдельные компоненты. Из разницы в понимании сообщества вытекает и различное отношение к исследованию морфологии сообществ: или как к средству познания сообщества (в первом случае, что отвечает толкованию этого вопроса советскими фитоценологами) или как к самоцели (во втором случае).

Нужно признать, однако, что методике морфологического описания сообщества советскими фитоценологами уделяется в настоящее время недостаточное внимание. Разработка этих вопросов, начатая в 20-х годах текущего столетия В. Н. Сукачевым (1909, 1913, 1916, 1919 и др.), А. П. Ильинским (1915, 1925, 1929, 1934), Г. К. Крейером (1915), Л. Г. Раменским (1915 и др.), А. П. Шенниковым (1917 и др.), В. В. Алехиным

[1] Точнее «англосаксонской», включая работы ботаников Англии, Северной Америки, Австралии и Новой Зеландии.

[2] В тексте при литературных ссылках к списку литературы принят хронологический порядок; ради удобства пользования работы, написанные с соавторами, отдельно не выделяются (расположены по первому автору).

(1910 и др.), А. А. Урановым (1925 и др.), А. А. Гроссгеймом (1927, 1929, 1931) и другими, в последние два десятилетия должным образом не ведется. Сводка методов изучения морфологии сообществ (синморфологии), основанная преимущественно на работах отечественных ботаников, дана Б. А. Быковым (1953, 1957).

Начатая в Отделе геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР работа по созданию методического руководства по полевым геоботаническим исследованиям привела к необходимости составления ряда обзоров по методике, применяемой за рубежом. В публикуемой статье показано современное состояние разработки методических вопросов в СССР по морфологическому анализу растительного сообщества и сведены указания англо-американских исследователей по этому вопросу.

Признаки, характеризующие строение сообщества

Изучение строения сообщества заключается, как известно, в определении его флористического состава, характеристике повременного (сезонного) и пространственного распределения и размещения компонентов и количественных соотношений между ними. При этом рассматриваются следующие признаки: состав, обилие, густота стояния или степень сомкнутости, покрытие или доминирование, характер распределения (размещения, общественность) и встречаемость, жизненность компонентов, синузиальность — во времени (ритмичность) и в пространстве (вертикальная и горизонтальная) (Сукачев, 1909 и др., указанные выше; Алехин, 1910 и др.; Раменский 1915 и др.; Шенников 1917 и др.; Гроссгейм 1929, 1931; Лавренко 1926, 1928 и др.; Марков, 1954; Работнов, 1950б; Тихомиров, 1956; Clements, 1904, 1905, 1916, 1922, 1924, 1928, 1929, 1936, 1939; Weaver, 1915, 1920, 1924, 1925, 1931, 1935, 1936, 1938, 1939, 1940, 1945, 1954а, 1954б; Tansley, 1920, 1926, 1929, 1939, 1947, 1949; Braun-Blanque, 1922, 1951; Poore, 1955а, 1955б, 1956 и др.).

Вслед за западноевропейскими ботаниками некоторые американские экологи (Cain, 1932; Oosting, 1942, 1948; Segades-Vianna, 1951) называют выше перечисленные признаки аналитическими, возникающими на первых стадиях изучения растительности и касающимися преимущественно строения сообщества. Правомочность такого названия признается В. В. Алехиным (1931а), подчеркивающим необходимость изучения этих признаков на конкретных пробных площадках.

Однако в последней работе В. Н. Сукачева (1957 : 19) указывается, что поскольку понятие растительной ассоциации является одновременно флористическим, экологическим и фитоценотическим «. . . разделение признаков ассоциации на аналитические и синтетические, которому часто придается существенное значение в западноевропейских работах, теряет свою важность». Аналитические признаки разделяют: на количественные — флористический состав, обилие, густота стояния, покрытие, характер размещения, и качественные — жизненность, синузиальность. Термин «фитосоциологические понятия» за рубежом охватывает только указанные признаки. В данном случае мы встречаемся с известным ограничением задач фитосоциологического исследования исключительно морфологическим изучением строения сообщества. По-видимому, фитосоциологии в понимании зарубежных ботаников не является синонимом фитоценологии в понимании советских ученых (например, А. П. Шенникова).

Методика изучения двух групп признаков различна. При анализе количественных признаков широко применяются методы статистической фитоценологии или экологии [1] в понимании англо-американских авторов, берущие начало от западноевропейских геоботаников школы Браун-Бланке и Дю Рие и нашедшие дальнейшее развитие в питировавшихся работах В. В. Алехина, А. А. Уранова, Н. Я. Каца, А. П. Ильинского, Л. Г. Раменского — у нас, и Глизона (Gleason, 1917, 1920, 1922, 1925, 1929), Аррениуса (Arrhenius, 1921, 1922, 1923), Кейна (Cain, 1932, 1938), Эшби (Ashby, 1933, 1935, 1936, 1942, 1948), Вильямса (Williams, 1944, 1950, 1954), Гудолла (Goodall, 1952а, 1952б, 1953а, 1953б, 1954а, 1954б) и других — за рубежом.

Справедливо отмечая, что для определения значения вида в сообществе раздельного рассмотрения и учета обилия и встречаемости недостаточно, А. А. Уранов (1935) вводит новый, может быть не совсем удачно им названный признак «компонентность вида», вскрывающий разную степень участия вида в сложении травостоя. Под компонентностью понимается произведение обилия на встречаемость.

Значительным вкладом в углубленное изучение сообщества, его строения, явилось изучение Т. А. Работновым (1950а, 1950б) жизненного цикла многолетних растений и возрастного состава популяций в луговых ценозах. Эти работы послужили основанием для включения этого вопроса особым пунктом в программу стационарных геоботанических исследований (Ларин, 1954; Шенников, 1954). Введение такого признака в анализ строения сообщества дает особенно много для познания последнего как непрерывно развивающейся системы.

---

[1] Термин «экология» употребляется англосаксонскими ботаниками в широком смысле «геоботаники», охватывая синэкологию, аутэкологию и фитосоциологию (фитоценологию). Этот термин используется в данной статье в этом толковании.

Ниже дается краткая характеристика каждого признака. Понимание большинства из них советскими и англо-американскими исследователями одинаково. Имеющиеся иногда различия в толковании отмечены нами особо.

Флористический состав (список видов, перепись, перечисление). Список видов составляется путем тщательной переписи всех растений на пробной площади; подчеркивается желательность периодических описаний, так как повторные списки, сделанные в разное время, прекрасно дополняют друг друга. После составления полного списка, более подробному изучению подвергаются главные виды — эдификаторы и доминанты. При последующей обработке растения в списке разбиваются по группам или классам, начиная от доминирующих видов и кончая редко встречающимися. Отнесение в какую-либо группу может производиться только после определения обилия, размеров, продолжительности жизни, густоты стояния, истинного и проективного покрытия вида.

Обилие (численность). Под обилием понимается количество индивидуумов каждого вида, входящих в растительный покров изучаемого участка.

Густота стояния, или сомкнутость. Густота есть отношение общего количества индивидуумов одного вида, встречающихся на изучаемом участке, к площади этого участка; другими словами, густота есть обилие на единицу площади.

Покрытие (доминирование). Под покрытием или доминированием понимается пространство, занятое представителем каждого вида (Алехин, 1925, 1926а, 1931б, 1933, 1944; Лавренко, 1947; Braun-Blanquet, 1922, 1951; Cain, 1932). В многоярусном растительном сообществе эта величина указывается поярусно.

Доминирующими растениями или доминантами в советской литературе принято называть «растения, господствующие в каждом ярусе фитоценоза, вне зависимости от того, является ли этот ярус определяющим жизнь фитоценоза, или нет. Доминанты яруса, определяющие жизнь (среду) фитоценоза (древесного в лесах, травянистого в степях или лугах), называется эдификаторами» (Лавренко, 1947 : 5).

Представители школы динамической экологии (Clements, 1916, 1924, 1928, 1929, 1936, 1939; Weaver, 1931, 1938, 1954а; Tansley, 1920, 1926, 1929, 1949) трактуют слово «доминировать» в смысле «господствовать» и термин «доминирующее растение, доминанта» — в смысле «господствующее, средообразующее растение». В таком случае доминирование, субдоминирование и подчинение являются выражением количественных, а следовательно и качественных взаимоотношений, складывающихся в процессе совместной жизни компонентов. Эти понятия лежат в основе описания сообществ, определения их продуктивности, взаимодействия со средой, анализа их строения, жизни и развития. Таким образом, «доминант» здесь приравнивается к эдификатору в смысле франко-швейцарской школы (Braun-Blanquet et Pavillard, 1922), В. Н. Сукачева и Г. И. Поплавской (Поплавская, 1924), Е. М. Лавренко (1947).

Характер размещения или распределения; встречаемость. Советские фитоценологи говорят о необходимости изучения «характера распределения» (Сукачев, 1948), «степени распространения вида» (Раменский, 1915; Шенников и Баратынская, 1923), «общественности» (Алехин, 1925, 1926, 1931б, 1933; Гроссгейм, 1929, 1931), «размещения» (Быков, 1950).

Изучение «сложения покрова» ставится Л. Г. Раменским (1937) особым пунктом программы стационарного исследования растительности. Сюда им относятся: степень неравномерности, величина зарослей, их чистота (т. е. отсутствие в них других растений), густота, резкость отграничения, форма и происхождение. Учет величин сложения и размещения ставится при этом как особая работа, не зависимая от определения обилия.

Зарубежные исследователи уделяют большое внимание определению встречаемости. Встречаемость вида указывает на степень равномерности распределения вида в сообществе. Браун-Бланке (Braun-Blanquet et Pavillard, 1922), а за ним западноевропейские и многие американские фитоценологи (Cain, 1932; Oosting, 1948) из понятия «встречаемость» особо выделяют признак «общественности (социальности)». Понятие социальности характеризует способ расположения видов относительно друг друга.

Жизненность. Жизненность определяется степенью мощности и процветания компонента; этот признак выражает приспособленность вида к окружающей обстановке (Алехин, 1925; 1926б, 1933). Как правило, различают три степени жизненности. К первой категории относятся виды, проходящие в данном растительном сообществе полный нормальный цикл развития, характеризующиеся хорошим ростом, цветущие и плодоносящие; условный знак 3 (Алехин, 1925, 1926б, 1933), Vi_3 (Braun-Blanquet, 1922, 1928, 1951; Cain, 1932; Oosting, 1948). Во второй категории находятся виды, в данном сообществе не цветущие, с неполным циклом, лишь вегетирующие; условный знак 2. Зарубежные исследователи, кроме того, говорят о необходимости учета активного размножения — условный знак Vi_2. Третья категория — виды, не цветущие и вегетирующие слабо, находящиеся в явно неблагоприятных для них условиях существования; условные знаки — 1 и Vi_1. При более внимательном изучении жизненности возможно различение еще некоторых ступеней: 4 — развитие полное, выше нормального, и 5 — развитие чрезмерное (Гроссгейм, 1929; Алехин, 1938). Некоторые авторы (Гроссгейм, 1928) понятие «жизненность» расчленяют на два элемента: приспособленность и вос-

приимчивость. Поводом для этого расчленения является тот факт, что жизненность «зависит от двух основных факторов: приспособления к социальным условиям среды, выработавшегося в результате длительного процесса борьбы за существование в недрах ассоциации, и, во-вторых, — реакции вида на обособленности и уклонении от нормы климатического хода данного года. Первое явление — величина постоянная, и она-то и представляет интерес и важность для фитосоциолога; второе явление — преходящее» (Гроссгейм, 1928 : 279).

Синузиальность. «Синузия представляет собой не только экологическое и флористическое, но и фитоценологическое понятие, являясь структурной частью фитоценоза, обособленной пространственно или по времени развития и имеющей свою микрофитосреду» (Сукачев, 1948, 1954 : 299). В том же смысле, несколько больше подчеркивая экологическую природу синузии как структурной единицы сообщества, высказывались В. В. Алехин (1926а, 1933), Алехин и Уранов (1933), Л. Г. Раменский (1937, 1938) и другие.

Не останавливаясь на сравнении понимания синузии отечественными и зарубежными ботаниками, что не входит в задачу настоящей работы, отмечу только, что позиция основной части англо-американских экологов в этом вопросе чрезвычайно близка к пониманию синузии советскими ботаниками. Тенсли рассматривает синузию как структурную единицу сообщества, называя ее «society» (Tansley a. Chipp, 1926). Уивер и Клементс (Weaver a. Clements, 1938) понимают под синузией часть растительного сообщества, характеризующуюся одним или бо́льшим числом субдоминантов, т. е. растений другой жизненной формы, отличной от формы господствующих видов. «Синузия есть обособленная (локализованная) группировка субдоминантов, встречающаяся в пределе общего влияния доминирующих растений» (Weaver a. Clements, 1938 : 96). По определению Кейна (Cain, 1936а, 1936б) — это естественная группировка видов, принадлежащих к одной группе жизненных форм с одинаковыми экологическими потребностями. Добенмайр (Daubenmire, 1952) считает синузию самой маленькой, экологически обособленной структурной единицей сообщества. Каждая синузия состоит, по его мнению, из популяции одного или нескольких видов, сходных по своим экологическим потребностям, фенологии и жизненным формам.

Деление сообщества на синузии возможно в пространстве и во времени. В первом случае — это явление вертикального (ярусность надземная и подземная) и горизонтального (мозаичность) расчленения. Во втором — смена аспектов, связанная с фенологическим развитием сообщества (ритмичность) (Алехин, 1926а).

Установление перечисленных выше признаков, характеризующих строение сообщества, осуществляется на специальных пробных площадках, взятых в определенном количестве и имеющих определенную форму и размер.

Пробные площадки

В общепринятых в Советском Союзе руководствах по методике геоботанических исследований (Программа. . ., 1909; Программы. . ., 1932; Методика. . ., 1938; Предварительные программы. . ., 1950; Краткое руководство. . ., 1952) и в других работах указывается на необходимость при производстве общих описаний сообщести выделять крупные пробные площади в 100 кв. м для травянистой и в 400 кв. м для древесной растительности. Участки выбираются в наиболее типичном месте по одному для каждого сообщества.

Для подробного анализа, осуществляемого обычно в стационарных или полустационарных исследованиях, в пределах пробы, а по отдельным рекомендациям — и за пределами ее (Алехин, 1926, 1933; Комаров, 1934), закладываются маленькие учетные площадки в количестве 2—5, реже 10 (иногда 25 или 50) штук. Этот метод носит название «бинарного» (Алехин, 1925, 1931б), чем подчеркивается необходимость одновременного закладывания и изучения в пределах одного сообщества крупной пробной площади и мелких учетных площадок.

Характеристика ассоциаций составляется на основании описания нескольких сходных сообществ; количество описаний не обусловлено. Для стандартизации и получения сравнимого материала выработаны типовые бланки.

Методика закладывания пробных площадей, применяемая англо-американскими исследователями школы динамической экологии (Clements, 1905, 1916, 1929, 1939; Tansley, 1920, 1926, 1949; Weaver a. Clements, 1938; Daubenmire, 1936, 1940, 1942, 1952; Dice, 1952, и другие), в основе близка к описанной выше. Однако развитие взгляда на сообщество, как на временное собрание (скопление, агрегацию) отдельных растений, обладающих своими особыми биологическими качествами и находящимися под контролем среды — «индивидуалистическое понимание ассоциации» (Gleason, 1917, 1922, 1925, 1939), а также выделение (отчасти под влиянием западно-европейских работ) из экологии в качестве ее отдельной ветви фитосоциологии, со специальной задачей изучения строения сообщества или, более узко, законов ассоциирования растений в покрове (Arrhenius, 1921, 1922, 1923; Gleason, 1922; Ashby, 1933, 1935, 1936, 1948; Blackman, 1935, 1942; Cain, 1938; Williams, 1944, 1950, 1954; Dice, 1945, 1949; Penfound, 1945, и другие) привели к закладыванию и изучению большого количества мел-

ких учетных площадок без предварительного описания крупной пробной площади.

Кроме этих площадочек, как советскими, так и зарубежными ботаниками для подробного анализа сообщества используются трансекты. Последнее время более общее признание завоевывает метод «точек», приводящий, в том виде, как он применяется австралийскими и новозеландскими экологами, к фактическому отрицанию пробных площадей. В СССР этот метод пока еще не употреблялся.

Учетные площадки («квадраты», quadrats).

Учетная площадка, или «квадрат» [1] англо-американских экологов, является участком различных размеров, чаще квадратным, постоянным или временным, размеченным для целей подробного исследования растительности (Clements, 1905; 1929; Priestly, 913; Tansley, 1920, 1949; Cain, 1931, 1935, 1939, 1943, 1956; Weaver, 1938). Изучением множества квадратов может быть получено знание структуры растительности. В англо-американскую литературу применение квадратов при определении обилия и встречаемости пришло из Западной Европы — от Друде, Штеблера и Шретера (Pound a. Clements, 1900). По свидетельству В. В. Алехина (1931б) в России квадраты при стационарном изучении степных сообществ применялись еще в 1837 г. в работах Тетцмана и Корнисса (Tetzmann, Corniess — цит.: по Алехину, 1931б). Позже квадраты широко используются В. В. Алехиным (1910 и др.), А. А. Урановым (1925), Е. М. Лавренко с сотрудниками (1926, 1928), Т. Б. Вернандер (1929), Г. И. Дохман (1930) и другими.

Форма квадратов. Форма учетных площадок или квадратов, как их обычно называют в англо-американской литературе, разнообразная. Чаще всего это именно квадраты. Раункиер (Raunkiaer, 1918), Дюкстериус (Dyksterius, 1948) в своих исследованиях пользовались круглыми учетными площадками. О преимуществе круглых площадок говорят Г. И. Поплавская (1929) и А. П. Ильинский (1934). Некоторые исследователи (Clapham, 1932; Daubenmire, 1936; Ramaley, 1939; Elliot, 1953; Merkle, 1951, 1954) рекомендуют участки продолговатой формы, считая, что удлиненные площадки дают более правильную картину распределения растений в сообществе. На основании сравнения литературных данных Браун (Brown, 1954) делает вывод о практической непригодности продолговатых участков, так как в этом случае более высокое отношение длины к учитываемой площади увеличивает ошибку, неизбежную при сборе материала. С этой точки зрения лучше всего пользоваться круглыми площадками, хотя они хуже отражают истинное распределение растений в покрове.

Размеры квадратов. На основании анализа многочисленных работ, посвященных этому вопросу, Глизон (Gleason, 1920) пришел к выводу, что необходимые размеры учетного квадрата прежде всего определяются степенью сомкнутости и однородности растительного покрова, а также типом основной преобладающей жизненной формы. Поиски необходимых размеров квадратов основаны на многочисленных работах по выяснению соотношении между густотой стояния, обилием и встречаемостью (как показателем равномерности распределения видов в травостое) и размерами учетного квадрата. Дано математическое обоснование этой связи (Gleason, 1920, 1922, 1925, 1929; Arrhenius, 1921, 1922, 1923; Kenoyer, 1927; Hanson a. Ball, 1928; Ashby, 1933, 1935, 1936, 1948; Blackman, 1935, 1942; Williams, 1944, 1950, 1954). Пестротность растительного покрова доказана специальными исследованиями с математической обработкой данных (Clapham, 1936; Singh a. Chalam, 1937; Singh a. Das, 1939; Ashby a. Pidgeon, 1942; Penfound, 1945; Barness a. Stanbury, 1951; Goodall, 1952а, 1952б, 1953а, 1953б, 1954а; Cottam и др., 1953). Показано, что при кажущейся внешней равномерности в действительности растения сгруппированы отдельными пятнами, скоплениями вокруг центров бо́льшей густоты. По предположению авторов, причины неравномерного сложения лежат не только в биологических особенностях размножения и расселения растений, но и в их экологических свойствах и качествах местообитания. Отрицая представление об исключительно случайном распределении растений в сообществе и возражая тем самым против статистического метода характеристики, выделения и классификации ассоциаций, т. е. против методики, принятой Раункьером и Дю-Рие, (Raunkiaer, 1918; Du Rietz, 1921), перечисленные выше авторы говорят о необходимости определения для изучения ассоциации наименьшей площади выявления всех особенностей последней.

На основании проведенных работ, а также собственных экспериментальных данных, Кейн (Cain, 1932, 1934, 1935, 1938, 1943), а позже и другие (Billings, 1938; Rice a. Kelting, 1955) рекомендуют находить минимальные размеры квадрата из анализа кривых, выражающих соотношение между количеством видов, произрастающих на площадках различных размеров, и величинами этих площадок. Подобные кривые первоначально применялись западноевропейскими фитоценологами (Du Rietz, 1921; Braun-Blanquet, 1922, 1951) для определения минимум-ареала ассоциаций. Точка, в которой кривая становится плоской, указывает искомую величину квадрата. Описанный метод вошел в руководства по экологии (Oosting, 1948; McDougall, 1949).

---

[1] В дальнейшем во всей статье слово «квадрат» употребляется в смысле небольшой учетной площадки безотносительно к ее форме.

В СССР разработкой подобных вопросов занимались преимущественно Л. Г. Раменский с сотрудниками (1915, 1925, 1929, 1937, 1938, 1952), А. П. Ильинский (1915, 1929), В. В. Алехин (1925, 1926а, 1933), А. А. Уранов (1925, 1935, 1955), В. Н. Беклемишев и К. Н. Игошина (1928), Г. И. Дохман (1930), М. С. Шалыт (1935) и другие. Целью этих работ были проверка законов константности и поиски минимальной площади для выявления всех черт и особенностей описываемой ассоциации (Сукачев, 1909, 1913, 1928; Алехин, 1910, 1925), поиски «площади количественного выявления растительности», обеспечивающей однородность количественного состава покрова (Раменский, 1938 : 293). Учитывая неоднородность, пестротность растительного покрова, Л. Г. Раменский указывал, что размеры этой площади должны быть настолько велики, чтобы включить «полную волну учитываемых признаков растений», т. е. «пятно сгущения» и прилежащую к пятну площадь редкого стояния или отсутствие учитываемого вида» (Раменский, 1938). Таким образом, очевидно, что кроме количества видов, произрастающих на учетной площадке, необходимо учитывать также их обилие и встречаемость. В противном случае найденный минимальный квадрат часто может не давать точного понятия о строении сообщества и о доминирующих растениях.

Из сказанного ясны различия между площадью выявления ассоциации и площадью выявления константности (минимум-ареала ассоциации по Дю-Рие). Возражая против того, чтобы производить учет растительности на очень маленьких площадках, Л. Г. Раменский (1938 : 294) пишет: «Дробление учета по ряду расставленных мелких проб не может заменить учета слитной крупной площади, так как нет никаких гарантий в том, что площадки, взятые в ограниченном числе, расположатся пропорционально на рединах и гущинах учитываемых растений. Для правильного отражения пестротности необходим непрерывный учет трансектов или широкой площадки, разбитой на мельчайшие делянки». Специально проведенные методические работы (Ларин, 1927, 1930, 1934, 1935, 1937, 1952, 1954, 1957) обнаружили, что в ряде случаев учет небольших площадок дает завышение показателей, например урожайности, в среднем на 10%. Это обстоятельство требует введения, при работе с малыми площадями, поправочных коэффициентов.

Используемые и рекомендуемые в различных работах размеры площадок колеблются от 0.25—1.0 кв. м для травянистых сообществ до 2.0—4.0 кв. м для полукустарничковых и кустарничковых и 10—20 кв. м для древесных сообществ (Сукачев, 1909 и др., Алехин, 1910 и др., Раменский, 1915, 1937, 1938; Ильинский, 1915, 1929, 1934; Лавренко, 1926, 1928, 1931; Шенников, 1930, 1941; Корчагин, 1946; Марков, 1954; Ларин, 1927, 1930, 1934, 1935, 1952, 1954, 1957; Gleason 1920; Stallard, 1929; Lutz, 1930; McGinnies, 1930; Romell, 1930; Singh a. Chalam, 1936; Wilm, 1936; Robertson, 1939). Некоторые исследователи предлагают использовать для каждого яруса квадраты различной величины, считая, что размеры квадрата могут меняться в зависимости от целей исследования (Cain, 1931, 1935, 1936б, 1936в, 1943; Billings, 1938, 1941).

Из сделанного краткого обзора очевидно, что нет четких экспериментально обоснованных указаний, которые являлись бы общепринятыми, относительно желательных размеров учетных квадратов. Работа по сравнению результатов исследований, проведенных в одном и том же сообществе, но на квадратах различных размеров, показала, что коэффициенты встречаемости, полученные одновременно на квадратах в 1.0 кв. м и 0.1 кв. м, вполне соответствуют друг другу (McGinnies, 1934).

Количество квадратов. Необходимое количество квадратов большинством англо-американских авторов определяется в 100 штук и не может быть ниже 25—15, так как иначе невозможна вариационно-статистическая обработка данных (Brown, 1954). Большинство исследователей считает, что установить необходимое число квадратов заранее очень трудно; большое значение здесь имеют ярусность и густота травостоя (Gleason, 1920). В последних руководствах по экологии (Oosting, 1948, McDougall, 1949) рекомендуется использование для этих целей кривых, выражающих отношение количества видов к числу учетов; точка выпрямления этих кривых указывает искомое число квадратов (Раменский, 1938; Cain, 1932).

Размещение квадратов. Больние разногласия вызывают принципы размещения квадратов. Многие англо-американские экологи считают, что в основе должен лежать принцип случайности. Во избежание необъективности, Глизон (Gleason, 1920) рекомендует закладывать начальный квадрат в любой точке сообщества; остальные следует располагать вокруг первого в предварительно установленном порядке. Иногда распределение производится перед выходом в поле по карте участка (Daubenmire, 1936); возможно расположение квадратов по прямой, в шахматном порядке или в виде сетки из 100 смежных квадратов (Phillips, 1954). В литературе можно встретить много возражений против смежного расположения квадратов (Раменский, 1938). Сравнение данных по встречаемости, получаемых с одного и того же участка при различных способах размещения квадратов, показало большую близость последних (Haig, 1929). Для сравнения брались квадраты, расположенные на одной линии, на параллельных линиях, и несколько смежных квадратов, разбросанных по всему участку.

Печанек и Стюард (Pechanec a. Stewart, 1940), исследуя пастбища, предложили простой способ заложения учетных квадратов и сбора образцов: всю изучаемую территорию они делят на некоторое количество крупных участков (блоков), учетные метры

и образцы берут по нескольку штук с каждого блока без заранее продуманного плана.

В то же время существует мнение, что случайное расположение квадратов допустимо только при изучении чистых зарослей или одновидовых травостоев (Ларин, 1954; Weaver a. Clements, 1938; Dice, 1952). О необходимости продуманного расположения квадратов говорит также и Л. Г. Раменский (1938), добавляя при этом: «Очевидно, более объективен учет не выборочный с равномерным расположением площадок, но этот учет требует значительно большего числа учетных проб» (стр. 297).

В СССР особенно много вопросами размещения учетных квадратов занимался И. В. Ларин с сотрудниками (1935, 1954), разработавший схему специальных исследований строения травостоя и урожайности (продуктивности) сенокосов и пастбищ. Согласно этой схеме, в пределах участка выделяется несколько десятков небольших площадок по 1.0—0.5 кв. м каждая. При геоботанических описаниях советские ботаники часто закладывают учетные квадраты по углам пробных площадей, по диагонали или разбрасывают по всему участку в шахматном порядке (Алехин. 1910 и др., Гроссгейм, 1927, 1929, 1931; Дохман, 1930, 1954; Шенников, 1930, 1938, 1941).

Применение квадратов. В соответствии с разными задачами исследования существует много вариантов использования квадратов. Выяснение флористического состава и выявление относительной значимости вида производится на квадратах путем: составления списков (list quadrats), измерения площадей покрытия истинного и проективного (basal-area quadrats), определения веса надземной части травостоя (урожайности сообщества) и выяснения количественных соотношений между компонентами (clip quadrats). Наблюдения за сезонным изменением развития растительности осуществляются на постоянных а) нетронутых и б) обнаженных (denuded), периодически картируемых квадратах, где ведутся наблюдения над возобновлением, зарастанием и динамикой. В некоторых работах последний вариант использования называется экспериментальным. «Квадраты картирования» (chart quadrats) применяются для подробного графического изображения растительности; в этом случае в пределах квадрата определяются и точно фиксируются размеры и положение каждого растения или группы растений; план дает представление о состоянии и строении сообщества на данный момент и может служить основанием для учета будущих изменений (Weaver a. Clements, 1938).

Наиболее полное представление об изучаемой растительности создается при одновременном применении нескольких способов использования квадратов. Предпочтение, оказываемое тому или другому приему или одновременно нескольким, зависит от задач, стоящих перед исследователем, и от изучаемого типа растительности (Tansley, 1926, 1949; Weaver a. Clements, 1938). Например, при анализе травяного покрова, образованного главным образом из крупных, ясно очерченных дерновин, составление флористического списка желательно соединить с вычерчиванием картосхем участка (Hanson, 1934; Malstem, 1930). Если травостой состоит из небольших дерновин со множеством отдельно стоящих растений между ними, составление полного списка лучше сочетать с измерением площадей основания (Hanson a. Love, 1930).

Трансекты (transects)

Трансект представляет учетную полосу, проходящую через одно или несколько сообществ; растительный покров в полосе картируется сплошь. Трансекты бывают линейные и ленточные. Размеры их, так же как и размеры квадратов, устанавливаются в зависимости от характера растительности, условий и задач работы и т. д. В качестве примера наиболее длинного ленточного трансекта можно привести трансект Клайвера (Klyver, 1931), заложенный при изучении растительности высотных поясов в горах Сьерра-Невада в Калифорнии. Ширина полосы равнялась 7 милям, длина 80 милям. Большие трансекты рекомендуется картировать не сплошь, а отдельными частями, так называемыми блоками. Для более подробной работы внутри блоков используются квадраты. Видоизменением трансекта являются отдельные самостоятельные квадраты, закладываемые по экологическому ряду в заданном направлении через определенные промежутки (Алехин, 1933).

Значение и преимущество линейного трансекта перед квадратами для исследования состава и строения сообщества, для выявления изменений его в пространстве с переходом в другое, особенно с изменением местообитания (экологические ряды), подчеркиваются во многих фитоценологических работах (Раменский, 1915, 1929, 1938; Алехин. 1925, 1926а, 1926б, 1931б, 1933; Уранов, 1925; Лавренко и др., 1926, 1928; Баранов, 1927; Гроссгейм, 1927, 1929, 1931; Дохман, 1930; Тетцман — цит. по: Алехин, 1931б; Clements, 1904, 1905, 1916, 1924, 1929, 1939; Du Rietz, 1921, 1930; Arrhenius, 1922; Tansley a. Chipp, 1926; Weaver a. Clements, 1938; Canfield, 1941; Bauer, 1943; Buell a. Cantlon, 1950; Lindsey, 1955, и др.). Согласно утверждению этих авторов, бо́льшая точность показателей покрытия, получаемая при применении трансекта, вероятнее всего может быть объяснена бо́льшей протяженностью учетной площади. Особенно эффективным этот метод оказался в условиях полупустыни и пустыни (Прозоровский, 1940; Родин, 1948; Нечаева, 1954, 1957; Canfield, 1941, 1944), причем он применялся

не только для установления ботанического состава и структуры сообщества, но и для определения интенсивности использования травостоя.

Необходимо подчеркнуть, что советскими фитоценологами (исключение представляет до некоторой степени Л. Г. Раменский), а также и большинством представителей англо-американской школы динамической экологии, трансекты проводятся в пределах пробных площадей. Сторонники индивидуалистического понимания ассоциации и взгляда на растительный покров, как на нечто непрерывное, видят в трансектах отрицание или замену пробных площадей.

Ширина линейного трансекта минимальная; чаще всего она бывает равна толщине используемого шнура или проволоки. При учете все растения, в какой бы то ни было степени соприкасающиеся с туго натянутым шнуром, наносятся в масштабе на план. Дерновины злаков и разнотравия измеряются у поверхности почвы; у отдельных побегов (корневищные злаки, разнотравье) измеряется диаметр побега; для розеточных растений отмечается окружность листьев; для кустарников указывается проекция кроны. Пятна обнаженной почвы наносятся лишь в том случае, если они достаточно велики, чтобы вместить хотя бы одно растение. Этот метод известен также, как линейный таксационный метод (Du Rietz, 1921, 1930). Примеры вычисления показателя (индекса) площади истинного покрытия на основании материалов, получаемых с применением линейного трансекта, можно найти в работе Андерсона (Anderson, 1942) по изучению пастбищ высокотравных прерий штата Канзас. Площадь основания каждого растения измерялась в сантиметрах вдоль 10-метрового трансекта; любой побег, даже немного касавшийся проволоки, принимался за 1 см; учитывались расстояния между растениями или отдельными побегами, если они были не меньше 1 см. Расстояния между растениями или отдельными побегами меньшие 1 см автором не учитывались. Для вычисления показателя покрытия тем или иным видом общая сумма отметок встречаемости данного вида на трансекте делилась на длину всего трансекта. Для изучения травяного покрова из дерновинных злаков и полыни Паркер и Сэвидж (Parker a. Savage, 1941) применили узкий ленточный трансект, длиной 10 м. Ширина его менялась в зависимости от жизненной формы растения, преобладающего в травостое: от 1 см в местах с преобладанием злаков, до 10 см — полыни. Отмечались проективное и истинное покрытия. Аналогичная методика определения запасов кормов, с дополнительным учетом числа и веса растений, применяется советскими исследователями (Нечаева, 1954, 1957).

«Точки» (points)

Точечный метод (the point quadrat method), или метод накалывания (the steel point method), применяется американскими, австралийскими и новозеландскими экологами. В этом случае точка рассматривается, как наименьшая возможная учетная площадка. Необходимая четкость опыта достигается увеличением количества взятых образцов (Levy a. Madden, 1933). Размещаются точки обычно по прямой на некотором расстоянии друг от друга; таким образом происходит как бы соединение линейного метода трансекта и метода квадратов. Фактически применение точек в том виде, как это рекомендуется англо-американскими экологами, ведет к отрицанию пробных площадей.

Предлагались самые различные способы обозначения точек: узлы на шнуре, натянутом вдоль изучаемого участка, отметка растений, встречающихся у носка ноги исследователя при пересечении им участка, рамки или стойки. Стойка, длиной в 1 м с вертикально или под углом воткнутыми в нее через каждые 10 см стальными спицами, помещается в травостое по ходу трансекта через определенные расстояния. Когда стойка установлена, спицы одна за другой опускаются; при этом некоторые спицы касаются какого-либо растения. Исследователем отмечается число касаний и учитывается какие виды приходят при этом в соприкосновение со спицей. Эта операция повторяется несколько раз, после чего, на основании полученных данных, вычисляется коэффициент встречаемости каждого вида. Леви и Мадден (Levy a. Madden, 1933) утверждают, что получаемые величины встречаемости могут быть увязаны с густотой и плотностью произрастания вида, высчитанной на основании сведений о площади истинного покрытия и веса отдельных компонентов сообщества, полученных из анализа квадратов. Таким образом, точечный метод может служить для выявления флористического состава, количественного соотношения между компонентами и строении сообщества через учет встречаемости и покрытия.

Наиболее удобен этот метод для изучения низких густых травостоев пастбищ и газонов. Количество спиц, расстояния между ними, ширина и высота стойки зависят от типа исследуемой растительности. Для низких травостоев эта высота обычно принимается равной приблизительно 20 см, для более высоких (например, высокотравные прерии Северной Америки) — приблизительно 30 см или больше.

Деревянная стойка может быть заменена металлической с полым внутри прутом, который по окончании работ может служить футляром для спиц (Fenton, 1953 — цит. по: Brown, 1954). Непременным условием получения правильных результатов австралийский исследователь Гудолл (Goodall, 1952a, 1953a, 1953б) вполне обоснованно счи-

тает употребление тонких спиц небольшого диаметра. Этой же точки зрения придерживается Винкворт (Winkworth, 1955), проверявший правильность и пригодность методических указаний Гудолла (сделанных последним для травянистой растительности) для изучения состава и структуры кустарничковых формаций вересковых пустошей.

Многие (Tinney, Aamodt a. Ahlgren, 1937; Hein a. Henson, 1942; Arny, 1942, 1944; Sprague a. Myers, 1945; Leasure, 1949) предпочитают при работе точечным методом применять наклонные спицы (под углом в 45°). Полагают, что такое изменение положения спиц должно способствовать уточнению получаемых результатов, ибо: а) увеличивается поверхность возможного соприкосновения, тем более, что далеко не все листья в естественном травостое находятся в горизонтальном положении, б) легче бывает следить за ходом спицы, что дает возможность заметить повторные касания одних и тех же растений и не учитывать их при подсчете.

Существуют разные мнения по поводу размещения стоек со спицами в покрове. Одни (Levy a. Madden, 1933) рекомендуют устанавливать стойку в травостое без определенного, заранее намеченного порядка. Хэнсон (Hanson, 1934) в смешанной прерии Северной Дакоты помещал стойку по всему участку вразброс примерно около 20 раз; Дру (Drew, 1944) опускал стойку вдоль длинной стороны учетной площадки в 0.5 кв. м; на пробной площади в 10×10 м таких квадратов было 10 и все они были разбросаны случайно, т. е. без определенного порядка.

При исследовании травостоя с преобладанием дерновинных злаков применение обычной стойки с 10 спицами не всегда может дать правильные показатели (Blackman, 1935). Чаще всего при этом получаются завышенные данные о распределении видов, так как, попав на дерновину, спицы при опускании будут все время касаться побегов одного и того же экземпляра. На этом основании рекомендуется использовать стойку только с одной спицей, т. е. пользоваться методом одной точки. На основании собственных опытов и обзора литературы Гудолл (Goodall, 1952a) считает, что проведение учета методом одной точки слишком трудоемко, а выбор мест зачастую субъективен. Сравнивая различные варианты точечного метода, ряд исследователей (Winkworth, 1955; Kemp a. Kemp, 1956) приходит к выводу: 1) что нельзя категорически утверждать предпочтительность применения для любых условий наклонных спиц перед вертикальными; 2) что использование метода одной точки дает более четкие результаты, особенно при изучении кустарниковых и полукустарничковых формаций.

Последнее возражение Гудолла снимается работой Тидмарша и Хавенга (Tidmarsh a. Havenga, 1955), в которой предлагается новый метод определения состава и строения сообщества, являющийся дальнейшим развитием и усовершенствованием точечного метода. Авторы рекомендуют «метод колеса» (the wheel point method), как наиболее объективный, простой, быстрый и «экономически выгодный». На колесе с торчащими через определенные промежутки тонкими спицами, одна из которых ярко окрашена, устанавливаются счетчик и магнитофон. Аппарат провозят по участку в разных направлениях, отмечая касание окрашенной спицей отдельных растений. По отношению числа точек касания к общему числу точек можно судить об отношении площади истинного покрытия растениями к общей площади участка (в основе этого утверждения лежит соответствующая теорема вероятности). При описании этого метода авторы много внимания уделили разработке иглы, дающей четкое определение точек касания и промахов; приводятся рисунки. Применение метода колеса возможно не только в открытых травянистых и полукустарничковых сообществах, но также и в довольно густом покрове. Сравнивая свой метод с обычным точечным методом, Тидмарш и Хавенга указывают, что употребление колеса помогает избежать многих недостатков точечного метода: скученности спиц на стойке и субъективности выбора мест учета. Использование стойки с одной спицей, по мнению указанных авторов, больше удовлетворяет требованиям статистики, но является слишком трудоемким, момент субъективности при этом увеличивается.

При работе любым вариантом точечного метода общее количество отметок должно быть не менее 100 для обычных видов, а для учета более редких — 400 или 500 (Levy a. Madden, 1933); чем меньше покрытие и реже травостой, тем больше требуется образцов (Brown, 1954). Австралийские исследователи (Crocker a. Tiver, 1948) при изучении пастбищ делают от 300 до 500 отметок; они утверждают, что точечный метод лучше всего улавливает изменения состава растительности пастбищ под влиянием выпаса.

В последнее время появляются отдельные высказывания о неточности получаемых данных (Goodall, 1953a; Winkworth, 1955). На основании собственных исследований, а также критического обзора литературы по применению точечного метода, оба указанных автора приходят к одному и тому же выводу, что для установления процента покрытия почвы растением более пригодна проволочная сеточка. Из приводимого описании сеточки и объяснения способа пользования ею видно сходство ее с сеточкой и методом определения проективного покрытия по Раменскому (1915, 1929, 1938). Этот факт представляет тем больший интерес, что Л. Г. Раменским была проведена работа по пересмотру и проверке точечного метода в природе. Им установлено, что «для определении среднего соотношения чисел уколов по отдельным учитывавшимся растениям с гарантированной точностью ±15% необходимо 1340 раз опустить спицу. Таковы цифры, полученные в чрезвычайно простом и, видимо, равномерном приземистом тра-

востое сеяного пастбища. Стоит конкретно представить себе обычные пестрые травостои, в значительной части образованные грубо, неравномерно раскиданными растениями, чтобы прийти к выводу, что новозеландский метод точек или не дает верного представления, или требует многих тысяч уколов. Тем не менее, метод точек представляет бесспорный интерес в случае простейших высокооднородных покровов и как подсобный» (Раменский, 1938 : 294).

Приемы изучения признаков строения сообщества («фитосоциологические» исследования)

Не останавливаясь на методах субъективной оценки обилия, обратимся к объективным методам. Известны следующие приемы количественного определения обилия растений в сообществе, для чего используются квадраты: 1) пересчет индивидуумов; 2) определение общего веса особей данного вида (Сукачев, 1909 и др.; Алехин, 1910 и др.; Ильинский, 1915, 1925, 1929, 1934; Крейер, 1915; Шенников и Баратынская, 1923; Келлер, 1931; West, Briggs a. Kidd., 1920; Frolick a. Keim, 1933; Pechanec a. Pickford, 1937; Hanson, 1938 и др.); 3) определение объема различных видов (Алехин, 1910 и др.; Крейер, 1915); 4) измерение общей площади проективного покрытия видами (Раменский, 1915, 1925, 1929, 1937, 1938; Clements, 1905 и др.; Weaver a. Albertson, 1939, 1940; Penfound, 1945).

Дальнейшим уточнением является одновременное определение и сопоставление веса и проекции или числа и проекции, учитываемых на квадратах и точечным методом. Для устранения разрыва между массой, покрытием и числом особей в величину проективного покрытия вводятся соответствующие коэффициенты: проективный вес и проективное число, служащие для перевода проективных отношений в числовые и весовые. Для этого обилие вида выражается в величинах проективного покрытия, числа побегов и веса. Соотношения между этими величинами (веса к покрытию, веса к числу, числа к покрытию) дает требуемые коэффициенты (Раменский, 1938, 1952; Arny, 1942, 1944; Drew, 1944; Sprague a. Myers, 1945; Leasure, 1949).

При определении обилия нередко возникает вопрос, что́ считать за особь. В некоторых работах — это отдельный укоренившийся простой или разветвленный побег (Алехин, 1926а; Уранов, 1935; Romell, 1930); чаще всего определяется отдельно число дерновин и количество побегов для корневищных растений. Раункиер (Raunkiaer, 1918) полагал возможным даже неукоренившийся еще побег считать отдельной особью.

Обилие иногда выражают также через густоту стояния или, иначе, — через размеры расстояний между растениями в сообществе. При этом говорят о степени ассоциированности, сопряженности между компонентами (Кац, 1934, 1936, 1943, 1948; Дохман и др., 1954; Уранов, 1925, 1935, 1955; Ackocks 1950 — цит. по: Brown, 1954; Cottam, 1949, 1953, 1955, 1956; Curtis, 1949, 1955; Hopkins, 1954; Rice a. Penfound, 1955; Bray, 1956). Интересно упомянуть об оригинальном применении этого метода советскими исследователями для определения, при геологических и гидрогеологических изысканиях с помощью аэрофотосъемки, изменения экологических условий местообитания (Викторов, 1947, 1955; Воронкова, 1955; Востокова, 1955).

Для оценки обилия определением расстояния между компонентами закладывать мелкие площадки (квадраты) не нужно; зарубежные исследователи обходятся при этом вообще без определенных проб, проводя свои работы по трансекту, иногда линейному (Cottam a. Curtis, 1955; Curtis a. McIntosh, 1951). Преимущества этого метода — «метода расстояний» (the distance method) — в том, что он является более быстрым, не требующим предварительного устанавливания размеров учетных площадок в зависимости от густоты и характера изучаемого травостоя (Cottam a. Curtis, 1956). Метод расстояний основывается на положении, что обилие или густота стояния (обилие на единицу площади) может быть выражено не только числом особей на определенной площади, но и размерами средней площади, приходящейся на отдельное растение (M), а следовательно и величиной расстояния между ними ($\sqrt{M}$).

Существует четыре варианта метода определения расстояний: 1) между наблюдателем и ближайшим к нему растением (the closest individual method), 2) между ближайшим к наблюдателю растением и ближайшим его соседом (the nearest neighbour method), 3) между наблюдателем и четырьмя ближайшими растениями из каждого сектора, получающегося от деления площади вокруг наблюдателя прямыми линиями, перекрещивающимися под углом в 90° (the quater method), 4) между любыми парами растений (the random pair method). За рубежом эти приемы применяются главным образом для изучения строения лесной растительности.

Необходимо указать на некоторые принципиальные различия в применении и толковании отечественными и зарубежными ботаниками результатов оценки сопряженности, ассоциированности растений в сообществе. Изучая сопряженность, А. А. Уранов не теряет из виду сообщество как целое, постоянно имея целью показать роль вида, как компонента сообщества, для жизни и развития последнего. В выше приведенных зарубежных работах целостность сообщества теряется точно так же, как и оценка компонентности вида (в смысле Уранова, 1935).

Густоту стояния определяют также методом экрана (Алехин, 1926а, 1931б), который состоит в следующем. Небольшой белый картонный экран (0.5 м×высоту растений) относится на некоторое расстояние от наблюдателя до тех пор, пока он не скроется за стеной стеблей и листьев; расстояние между наблюдателем и экраном дает представление о степени густоты травостоя. Эта величина определяется для каждого яруса отдельно.

Определяя перечисленными приемами обилие, некоторые исследователи (Высоцкий, 1898; Раменский, 1915, и др.) одновременно определяют и покрытие, строго не разделяя эти понятия (покрытие часто служит лишь количественным выражением обилия). Также не всегда в качестве особого признака выделяется густота стояния растений в сообществе (плотность [density] травостоя) (Раменский, 1915 и др.; Дохман, 1930, 1934; Blackman, 1935, 1942; Ashby, 1948). В то же время некоторые фитоценологи (Алехин, 1925, 1926а) предостерегают против смешения обилия с покрытием (господством), так как «если первое понятие учитывает (или стремится учесть) число экземпляров, то второе имеет дело: 1) с площадью, занятой тем или иным видом, и 2) с объемом его» (Алехин, 1926а : 30). Здесь покрытие, точно так же как объем компонента, используется для определения значении вида в сообществе. Последний прием, дающий действительно полное представление о роли вида, за рубежом не известен. Интересное развитие объемный метод нашел у В. И. Ильинского (1922), установившего некоторые новые понятия в луговодстве. Эти понятия следующие: «коэффициент живого объема», который равен живому объему растительной массы, деленному на сухой вес этой же массы; «удельный объем» — отношение объема растительной живой массы к объему пространства, в котором распределяется эта масса. Последний признак очень важен для понимания строения сообщества; особенный интерес должно представить сопоставление этих данных о надземной части травостоя с аналогичными сведениями о насыщенности почвы подземными органами (отношение объема их к объему почвы).

Оценка покрытия (господства, доминирования), как правило, производится посредством измерения площади, занимаемой растениями на квадратах или трансектах линейных или ленточных. За рубежом обычно говорится о площади покрытия основаниями растений (the basal area method), что соответствует понятию истинного покрытия по В. В. Ревердатто (1927). Также выделяется и кажущееся (Алехин, 1925) или проективное (Ревердатто, 1927) покрытие. Несмотря на то, что в некоторых работах указывается «покрытие растениями» (plant cover), в других — «покрытие листьями» (leaf or foliage cover, — Cain, 1932), существенных различий между этими терминами не делается: в обоих случаях учитывается проективное покрытие всем растением. Больше того, при определении площади общего проективного покрытия многими исследователями (Cain, 1932; West, 1938; Anderson, 1942, и др.) пробелы между растениями меньше 1 см не учитываются. Из сказанного ясно отличие упомянутого метода от проективного учета Л. Г. Раменского (1915, 1929, 1937, 1938, 1952), выбрасывающего из общего проективного покрытия просветы между листьями, покрытия неассимилирующими стеблями, цветками и плодами.

Для облегчения измерения площадей основания экземпляров каждого вида в отдельных квадратах используется счетная линейка или счетная рамочка (a listing square), показывающие при измерении длины и ширины дерновины ее площадь, выраженную в абсолютных величинах. Метод этот некоторыми исследователями называется методом регистрирования площади (the area list method, — Hanson a. Love, 1930; Pearse 1935; Culley, 1938; Weaver a. Clements, 1938). Описание счетной линейки можно найти у Джонсона (Johnson, 1927), предложившего и с успехом применявшего ее при изучении пастбищ в штате Колорадо. Инструмент состоит из отдельной пластинки шириной около 1 см и длиной в 10 см. Пластинка согнута посредине под прямым углом, длина ее концов равна 5 см. Каждый конец разделен на сантиметры или половины сантиметров, начиная от вершины угла. В вершину угла ввинчена ручка. Во время работы счетная линейка плотно приставляется к измеряемой дерновине таким образом, чтобы последняя входила в угол между обеими пластинками. Путем перемножения цифровых показателей простирания дерновины получаем искомую площадь. Советскими исследователями для аналогичных целей применяется «вилочка» Л. Г. Раменского (1929, 1938).

Подсчет площадей основания растений может быть произведен также по составленному плану участка обмером их планиметром. Для составления планов травянистых сообществ часто пользуются пантографом (Hill, 1920; Pearse, Pechanec a. Pickford, 1935). Основания растений вычерчиваются на миллиметровой бумаге в масштабе 1 : 10; в густом травостое масштаб увеличивается. При картировании деревьев чаще употребляют масштаб 1 : 100 или 1 : 500. Начинать картирование обычно рекомендуют (Weaver a. Clements, 1938) с дальнего левого угла квадрата. Небольшие дерновины и латки показываются на плане точками; дерновины и латки больших размеров даются в масштабе и заштриховываются. Отмершие центры дерновин очерчиваются ломаной линией; проекции кустарников отмечаются пунктиром. Как только картирование первой полосы заканчивается, шнур передвигается дальше. Если кроме картирования квадрат должен быть также и сфотографирован, лучше это сделать раньше учета, во избежание возможного повреждения растений при картировании. В работе Нельсона

(Nelson, 1930) при изучении кустарников на пастбищах применялись два метода: 1) картирование при помощи поперечной доски и 2) метод решетки (the girdiron method). В первом случае вместо шнура над участком прокладывается доска, устанавливаемая на столбах. Сюда же прикрепляется рулетка для определения расстояния между кустарниками. Внутри контура, очерчивающего проекцию кустарника, цифрами указывается его высота. При применении второго варианта (метода решетки) весь участок подразделяется на смежные квадраты.

Бут (Booth, 1943) предложил при картировании использовать треногу, снабженную специально сконструированным для этой цели чертежным столиком.

Рекомендуются также портативные разборные деревянные рамки (Келлер, 1909; Алехин, 1910, 1925, 1931б, 1933; Du Rietz, 1921, 1930; Tansley a. Chipp, 1926; Baldwin, 1927; Murray a. Glover, 1935; Archibald, 1949; Mentzer, 1951, и др.). Пенфаунд (Penfound, 1949) предложил для квадратов несколько улучшенную складную рамку. Она состоит из алюминиевых палок, квадратных в поперечном сечении; некоторые из них полые внутри, другие — сплошные. В поле при помощи пружинных скрепок, винтов и угловых накладок из них собираются квадратные рамки различных размеров — от 2 кв. м до 0.25 кв. м.

Для определения истинного покрытия почвы применяется также и точечный метод. Площадь оснований узнается из среднего количества касаний спицами растений (из 100 установок стойки). Для более или менее точного определения этой величины в сообществе необходимо от 1000 до 4000 показаний (Goodall, 1952a, 1952б). Исследователи, сопоставляя этот прием с методом подсчета площадей на квадратах и трансектах (Hanson, 1934; Whitman a. Siggeirson, 1954), пришли к заключению, что точечным методом могут быть получены весьма ценные, но лишь дополнительные данные, так как он дает возможность сравнительно быстро обследовать обширную территорию. Сравнивая величины истинного покрытия видом, определенные на квадратах, и величины, полученные методом накалывания (точечным), Эллисон (Ellison, 1942) нашел, что они очень близки. Исследователи, работающие точечным методом, еще не пришли к полному единодушию относительно того, что им лучше измерять: проективное или истинное покрытие, или встречаемость и распределение видов; следует ли учитывать только первое или все растения одного вида, к которым прикоснулись спицы, и т. д. Разновидность точечного метода — метод колеса (Tidmarsh a. Havenga, 1955) вполне определенно имеет дело только с измерением площади истинного покрытия тем или иным видом. Получаемые попутно сведения о распределении, встречаемости, жизненных формах и особенностях роста растений являются дополнительным материалом, увеличивающим ценность применяемого метода.

Встречаемость можно определять по 5- или 10-балльной шкале, употребляя такие выражения: «часто», «довольно часто», «рассеянно», «редко», «очень редко» и придавая им значение той или иной цифры (Алехин, 1946). Обычно употребляемый как советскими, так и зарубежными ботаниками метод более точного определения встречаемости (Raunkiaer, 1918) состоит, как известно, в следующем: в растительном сообществе произвольно закладывают временные учетные квадраты (25—50 штук), в которых отмечается присутствие или отсутствие вида на площадке; отношение количества площадочек, где был найден данный вид, выраженное в процентах к общему числу обследованных, является искомым показателем, коэффициентом встречаемости (frequency index) вида; полученные величины сгруппировываются в пять классов. Особенное развитие метод Раункиера нашел в работах швейцарской и шведской школ, в значительной степени основывающих классификацию растительного покрова на получаемых таким путем данных. В 20-х годах текущего столетия он широко обсуждался, испытывался, критиковался многочисленными ботаниками-экологами как у нас, так и за рубежом. Резкой критике подверглось стремление к исключительному применению этого метода (Weaver a. Clements, 1938). Однако пользование им для характеристики распространения вида наряду с другими, в первую очередь количественными методами определения обилия, в дальнейшем нашло горячую поддержку; при этом предупреждалось о необходимости равномерного распределения квадратов по всей территории (Раменский, 1915; Шенников и Баратынская, 1923; Алехин, 1925, 1933; Поплавская, 1929; Ильинский, 1934). Американские исследователи (Gleason, 1917, 1920, 1922, 1925, 1929; Arrhenius, 1921, 1922, 1923; Kenoyer, 1927; Hanson, 1928, 1930; Romell, 1930; McGinnies, 1934) в своих многочисленных работах, посвященных проверке этого метода и применению его в новых условиях, пришли к выводу, что в основном он правилен и дает хорошие основания для сравнения изменений, происходящих внутри различных сообществ, а также для сравнения последних между собой. Возможность же применения его в качестве одной из основ классификации растительности ими отрицается. Изучение распределения основных видов сообщества (определение их встречаемости) возможно проводить также и точечным методом (Blackman, 1935). Для более редких видов необходимо очень большое число наблюдений, поэтому в этих случаях более правильно применять крупные квадраты со сплошным пересчетом побегов и тщательным составлением флористического списка. При групповом распределении видов, встречающихся в виде изолированных латок, рекомендуется определять встречаемость, составляя одновременно список видов с подсчетом побегов:

и определением площадей покрытия на учетных квадратах (Coupland, 1950; Hanson, 1951). В основе этого предложения лежит справедливое опасение о возможном искажении правильного представления об истинном распределении вида, вследствие частого попадания близко расположенных друг к другу спиц на один и тот же экземпляр или группу особей одного вида.

Методика изучения синузиальности, ввиду ее объема и большого значения для структурного анализа сообщества, должна явиться предметом особой статьи. В настоящем обзоре приходится ограничиться только краткими указаниями по этому вопросу. Описание методов, применяемых при ризологических исследованиях, из-за недостатка места опускается здесь полностью.

Изучение ярусности обычно производится при помощи вертикальных разрезов через учетные площадки или трансекты с изображением (схематическим или силуэтным) надземной и подземной частей сообщества и составлением профильных схем (Алехин, 1910, 1925, 1926а, 1933; Келлер, 1909; Лавренко, 1926, 1928, 1947; Вернандер, 1929; Дохман, 1930; Clements, 1904, 1916, 1938; Weaver, 1915, 1920, 1938; Tansley a. Chipp, 1926; Purer, 1941, и др.). Такую профильную схему, включающую вертикальный разрез через подземную часть сообщества, называют бисектом.

Большой интерес представляют поярусные исследования структуры травостоя (Ларин и Годлевская, 1949; Работнов, 1950в, 1951; Crafts, 1938; Lommasson a. Jenson, 1938, 1943; Heady, 1950). Анализируется изменение с высотой веса или объема и листовой поверхности как отдельных растений, так и всего сообщества в целом. Изучение этих соотношений высоты и веса (height — weight relationships), степени варьирования их в зависимости от различных экологических условий, кроме большого теоретического значения, очень важно для определения продуктивности и установления сроков хозяйственного использования сообщества.

Графические приемы изображения результатов исследования

Довольно любопытны и, как мне кажется, достойны особого внимания способы наглядного изображения полученных результатов морфологического анализа строения сообщества.

Для показа распределения вида в покрове коэффициенты встречаемости каждого вида наносятся на график точками; одинаковые показатели соединяются изоплетами (Ashby a. Pidgeon, 1942). Составление подобных диаграмм до некоторой степени схематично воспроизводит картину распределения растений в покрове. Распространение, значение и приуроченность вида к определенным сообществам также изображают диаграммами (Yapp a. Johns, 1916, 1917). Присутствие вида в сообществе показывается эллипсообразной фигурой, ширина которой свидетельствует о количестве произрастающих там экземпляров (обилие); длина зависит от количества сообществ, в которых данный вид встречается. Если вид является доминантом, субдоминантом или частично доминантом, то соответствующие фигуры заштриховываются. В противном случае (т. е. если он обычный компонент) участки зачерняются.

Вслед за Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1922, 1951), используя заранее коэффициенты встречаемости одного и того же вида в сообществах, Кейв (Cain, 1932) строит сходную диаграмму, иллюстрирующую «эволюционную тенденцию растительного покрова области» и дающую «динамическую характеристику вида». Им различается пять классов: I — виды, участвующие в строении сообщества, составляющие сообщество, являющиеся конструктивными в данном сообществе; II — виды консерваторы; III — виды, укрепляющие сообщество; IV — виды, разрушающие данное сообщество; V — виды, в равной мере встречающиеся во всех сообществах, являющиеся нейтральными. Различные соотношения между ними, преобладание тех или других показывают динамичность сообщества.

Для демонстрации значения вида, как компонента сообщества, составляются также фитографы (Lutz, 1930; Daubenmire, 1936; Oosting, 1948). Фитограф состоит из двух перекрещивающихся взаимно, перпендикулярных прямых линий. Место перекреста линий условно принимается за 0. На одном отрезке откладываются показатели густоты (для каждого вида вычисляется процент от общего количества стеблей всех растений на учетной площади); на другом — коэффициенты встречаемости; на третьем отрезке — классы роста, которыми данный вид представлен в сообществе; на отрезке четвертом — показатели доминирования, т. е. процент площади, занятой всеми растениями данного вида.

Заключение

Из анализа приведенного в нашем обзоре материала видно, что основная методика, применяемая в англо-саксонских странах, во многом созвучна и одинакова с методикой советских исследователей: часть методических приемов, применяемых геоботаниками в СССР, возникла у нас независимо, другая часть используемых методов была разработана зарубежными ботаниками.

Советские фитоценологи в методическом отношении особенно далеки от той части американских экологов, являющихся сторонниками статистического направления, выдвинувших и развивающих (в противовес Клементсу и его школе динамической экологии) положение об индивидуалистическом понимании ассоциации (the individualistic concept of association, — Gleason, 1917, 1925, 1939; Segades-Vianna, 1951; Cain, 1947; Mason, 1947; Ashby, 1948; Billings, 1949; Williams, 1950, и др.). Согласно этому взгляду, растительное сообщество является временным собранием (скоплением, агрегацией) отдельных индивидуумов, находящихся под влиянием, контролем среды местообитания (как неорганической, так и органической). Сообщество складывается из отдельных видов, обладающих каждый своими особыми биологическими свойствами; поэтому его качества полностью зависят от качеств растений, его слагающих. Одним из оснований для расчленения сообщества и ассоциации Глизон считает случайность в распределении растений в покрове, принцип, полностью опровергнутый работами Блекмана (Blackman, 1935), Клепхема (Clapham, 1936) и др. В то же время, как справедливо замечает английский ботаник Уатт (Watt, 1947), Глизон употребляет слово «индивидуальный» в смысле экосистемы, центром которой является отдельное растение.

«Индивидуалистическое понимание ассоциации полностью отличается от убеждения, что ассоциация есть организм, представленный многими индивидуумами. Такое понимание ассоциации исключает также возможность проведения какой-либо аналогии или гомологии между видом и ассоциацией. Подтверждая существование различных сообществ, характеризующихся достаточной однородностью на определенной, довольно большой, четко отграниченной площади, индивидуалистическое понимание ассоциации отрицает реальность разделения всего растительного покрова на сообщества. . . это понимание никоим образом не противоречит выделению синузий или унионов, определяемых как группы совместно произрастающих растений, сходных в своих физиологических потребностях и отобранных местообитанием» (Gleason, 1939 : 108).

В работах, в основу которых положен этот принцип, исследователями различаются типы растительности, отдельные формации, в пределах границ которых наблюдается непрерывно продолжающееся постепенное изменение местообитания (в пространстве) и связанное с ним изменение состава растительного покрова. Последнее, с одной стороны, обусловлено изменением местообитания, а с другой — различными экологическими особенностями произрастающих видов (Curtis a. McIntosh, 1951; Brown a. Curtis, 1952; Whittaker, 1956, — для леса; Goodall, 1954б; Curtis, 1955, — для прерий; Went, 1949, — для пустынь). Внутри формации этими исследователями различаются группы видов, обладающие более узкой экологической амплитудой. Поскольку каждый вид отличается от другого своими физиологическими особенностями, своей экологией, это выражается графически в различных формах кривых обилия, отражающих распределение растений в покрове; максимумы этих кривых не совпадают. Внешне создается впечатление о приуроченности определенных групп растений к крайним условиям местообитания. Но, как утверждают выше указанные авторы, в действительности такие группы являются искусственными; они исчезли бы (как отдельные группы), если бы исследование было продолжено дальше по территории.

До некоторой степени взгляды, развиваемые в этих работах, близки к высказываниям Л. Г. Раменского (1937, 1938, 1954).

Естественно, что такое, столь отличное от воззрений школы динамической экологии, понимание растительного сообщества влечет за собой различие в подходах к изучению его. «Как только от простого обследования растительного сообщества переходят к его анализу, — утверждает Эшби (Ashby, 1948 : 222), — необходимо все внимание сосредоточить на отдельных видах». Дальше этот автор советует при анализе растительного сообщества прежде всего рассматривать распределение видов в покрове, которое может быть охарактеризовано сведениями о верности вида данной ассоциации, обилии, покрытии, встречаемости. Каждое из этих данных, полученное и обработанное в соответствии с требованиями статистического метода, может и должно быть охарактеризовано количественно и объективно, что является задачей эколога. Само по себе правильное требование, оно переходит в свою противоположность при некотором его гипертрофировании и отрицании целостности сообщества. В то время как Клементс различает свойства отдельно произрастающих растений и свойства этих же растений, но уже как компонентов сообщества, Глизон и другие такого различия не делают.

Справедливо критикуя шведскую и швейцарскую геоботанические школы, отвергая их положение о том, что статистический метод анализа флористического состава сообщества может служить основой для выделения и классификации растительных ассоциаций при изучении самого сообщества, некоторые авторы (Arrhenius, 1921, 1922, 1923; Pearsall, 1924; Blackman, 1935, 1942; Ashby, 1942, 1948; Williams, 1950) все же отдают чрезмерное предпочтение количественным статистическим методам анализа строения сообщества, проводя этот анализ отчасти в отрыве от среды и теряя при этом целостность сообщества. В данном случае морфологический анализ строения сообщества является самоцелью.

В вопросах методики сторонники этого направления в большинстве своем используют приемы и установки фитосоциологических исследований западноевропейских

авторов (Braun-Blanquet, 1951), немного видоизменяя и разрабатывая их дальше. Погоня за излишней «математизацией» и попытка выразить алгебраическими формулами биологические закономерности взаимоотношений между растениями в сообществе, а также между ними и средой, может быть оправдана далеко не всегда. Проштудировав многие работы этого направления, можно сказать, что, отражая формально правильно и точно строение растительной группировки, они разделяют ее на отдельные части и признаки и не дают глубокого эколого-биологического анализа сущности сообщества, как составной части биогеоценоза.

Более близким к взглядам советских геоботаников и более правильным, по нашему мнению, следует признать направление динамической экологии, также требующее от экологов применения точных количественных методов (школа Клементса, Тенсли) при описании и анализе сообщества и использующее при этом приемы вариационной статистики, но лишь в строго определенных границах, подчиняя математическую сторону исследования задачам выяснения причинно-следственных зависимостей, действующих как внутри сообщества, как части экосистемы, так и между сообществами. По утверждению Тенсли (Tansley, 1947), фитосоциологическая система в Британии основана и выросла на большом интересе к физиологии, к изучению физиологических связей между растением и местообитанием (аутэкология), к работе над усовершенствованием методов объективного описания растительных сообществ, как основания для более тонких синэкологических исследований.

Во многих вопросах методика морфологического изучения сообщества, применяемая советскими фитоценологами совершеннее зарубежной, может быть не всегда и не столько со стороны своей отчеканенности, точности отработки, сколько со стороны общих принципиальных установок. Применяя тот или иной метод, советские фитоценологи видят перед собой прежде всего все растительное сообщество, как некоторое конкретное, постоянно развивающееся целое, как неотъемлемую часть биогеоценоза. Изучение структуры сообщества рассматривается ими прежде всего как путь для познания обмена веществом и энергией между отдельными компонентами биогеоценоза.

Литература

Алехин В. В. (1910). Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., *41*. — Алехин В. В. (1925). В сб.: Алехин В. В., В. С. Доктуровский, А. Е. Жадовский и А. П. Ильинский. Методика геоботанических исследований. — Алехин В. В. (1926а). Методы изучения сообществ и их согласование. Дн. Всесоюзн. сьезда ботаников в Москве в 1926 г. — Алехин В. В. (1931а). Б. А. Келлер как фитосоциолог и степевед. В юбил. сб. : 25 лет педагогич. и обществ. жизни акад. Б. А. Келлера. — Алехин В. В. (1931б). Русские степи и методы исследования их растительного покрова. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., нов. сер., *XL*, 1—2. — Алехин В. В. (1933). Методика полевого изучения растительности и флоры. — Алехин В. В. (1941). Инструкция по геоботаническим исследованиям в заповедниках. Гл. упр. по запов., зоопарк. и зоосад. Научно-метод. записки, *VIII*. — Алехин В. В. (1944). География растений. — Алехин В. В. (1946). История русской фитоценологии и ее особенности. В сб.: Роль русской науки в разв. миров. науки и культ., *II*, 1. Уч. зап. Моск. орд. Ленина гос. унив., *103*. — Алехин В. В. и Д. П. Сырейщиков (1926б). Методика полевых геоботанических исследований. — Алехин В. В. и А. А. Уранов. (1933). Методика исследования степей. Сов. бот., 2. — Баранов В. И. (1927). Растительность черноземной полосы Западной Сибири. Зап. Западносибирск. отд. гос. геогр. общ., *XXXIX*. — Беклемишев В. Н. и К. Н. Игошина (1928). О статистическом характере распределения индивидов разного порядка внутри сообщества. Тр. Биолог. н.-и. инст. и биолог. ст. при Пермском гос. унив., *1*, 2—3. — Быков Б. А. (1950). Шкала размещения растений. Вестн. АН КазССР, 2. — Быков Б. А. (1953, 1957). Геоботаника. — Вернандер Т. Б. (1929). Анализ растительности на степях Орловского у. Изв. Северо-Черноземн. (Шатиловской) обл. с.-х. оп. ст., *III*, 2. — Викторов С. В. (1947). Изучение распределения и дисперсии растений по аэрофотоснимку. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., *52*, 4. — Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических исследованиях. — Воронкона Л. Ф. (1955). Опыт использования геоботанического метода при составлении литологической карты древне-аллювиальных отложений. В сб.: Геоботанич. методы при геолог. исслед.— Востокова Е. А. (1955). Применение геоботанического метода при гидрогеологических исследованиях в пустынях и полупустынях. В сб.: Геоботанич. методы при геолог. исслед. — Высоцкий Г. Н. (1898). Растительность Велико-Анадольского у. Тр. эксп., снаряж. Лесн. департ. под рук. проф. Докучаева. — Гроссгейм А. А. (1927). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ Азербайджанской ССР. Тр. по геобот. обслэд. АзССР, сер. А. Зимние пастбища. 1. — Гроссгейм А. А. (1928). Некоторые данные маршрутного исследования бородачевой (*Andropogon ischaemum*) и ковыльной степи в Центральном Закавказье. Журн. Русск. бот. общ., 3—4. —

Гроссгейм А. А. (1929). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. Тр. по геобот. обслед. пастб. АзССР, 1. — Гроссгейм А. А. (1931). Программы и методика работ на геоботанических стационарных пунктах. Тр. по геобот. обслед. пастб. АзССР, 5, сер. С. Раб. станц. пункт. — Дохман Г. И. (1930). Фитосоциологический анализ растительного покрова Старобельских целинных степей. Изв. асс. н.-и. инст. при физ.-мат. фак. МГУ, *3*, 2а. — Дохман Г. И. (1934). Проективный учет Л. Раменского. Сов. бот., 6. — Дохман Г. И., А. Якшина и О. Шахова. (1954). Об одном из методов изучения структуры ценоза. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., *X*, 2. — Ильинский А. П. (1915). Методы стационарных наблюдений над растительностью. Матер. по организац. и культ. корм. пл., 12. — Ильинский А. П. (1925). Некоторые методы оценки обилия и встречаемости. В сб.: Алехин В. В. и др. Методика геоботанических исследований. — Ильинский А. П. (1934). Об одном новом способе анализа травостоя. Сов. бот., 4. — Ильинский А. П. и М. Посельская. (1929). К вопросу об ассоциированности растений. Тр. по прикл. бот., генет. и сел., *XX*. — Ильинский В. Н (1922). Опыт введения таксации в луговодство. — Кац Н. Я. (1934). Об основных проблемах и новом направлении в современной фитоценологии. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., *43*, 2. — Кац Н. Я. (1936). О фитоценозах Кавказского гос. заповедника в свете комбинативных свойств видов. Землевед., *38*, 3. — Кац Н. Я. (1943). На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. Бот. журн. СССР, 4. — Кац Н. Я. (1948). Фитоценоз и вид. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биолог., *53*, 2. — Келлер Б. А. (1909). Травяно-степные, полупустынные и пустынные формации. Прогр. для бот. геогр. исслед., 1. Изд. Бот.-геогр. подком. при Почв. ком. Вольн. эконом. общ., СПб. — Келлер Б. А. (1931). Степи Центрально-Черноземной области. М. — Комаров Н. Ф. (1934). Методика изучения сорной растительности. Сов. бот., 3. — Корчагин А. А. (1946). К вопросу о принципах классификации лесных группировок. Сб. научн. раб. сотрудн. Бот. инст. АН СССР, выполн. в Ленингр. за три года Вел. Отеч. войны (1941—1943). — Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. (1952). Отв. ред. В. Н. Сукачев, Е. М. Лавренко и И. В. Ларин. — Крейер Г. К. (1915). Качественное и количественное изучение травостоя. Матер. по организац. и культ. корм. площ., 12. — Лавренко Е. М. (1931). Некоторые данные о степной растительности северных черноземов левобережной Украины. В юбил. сб.: 25 лет. педагогич. и общ. раб. акад. Б. А. Келлера. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, *2*. — Лавренко Е. М. (1941). Взаимоотношение между растениями и средой в степных фитоценозах. Почвоведение, 3. — Лавренко Е. М. (1944). Очередные теоретические задачи советской геоботаники. Сов. бот., 4—5. Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1955). Об изучении продуктивности наземного растительного покрова. Бот. журн., 3. — Лавренко Е. та І. Зоз. (1928). Росслинність цілини Михайлівск. кінного заводу (кол. Капніста), Сумської округи. Охорона природи на Україні, Харків, *1*, 3. — Лавренко Е. М. и И. В. Ларин. (1952). Краткая программа стационарных геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы. В сб.: Кратк. рук. для геобот. иссл. в связи с полезащ. лесоразв... — Лавренко Е. та О. Прянишников. (1926). Росслинність Нижне-Дніпровських (Олешкивських) пісків та південного району, що з ними межуе (подослідженню 1925 року). Мат. по дослідж. грунтів України. Харкив, *1*, 3. — Ларин И. В. (1927). Введение в изучение естественных кормов Казахстана. — Ларин И. В. (1930). Краткое пособие по изучению естественных кормов. — Ларин И. В. (1934). Методика изучения отавности растений. Сов. бот., 1. — Ларин И. В. (1937). Рационализация использования и улучшения сенокосов и пастбищ в лесостепных, степных и пустынных районах СССР. Сб. «Вопр. кормодобывания». ВАСХНИЛ. — Ларин И. В. (1952). Поправочные коэффициенты для определения хозяйственной урожайности сенокосов и пастбищ. В сб.: Краткое руков. для геобот. исслед. в связи с полезащ. лесоразвед. и созд. устойч. корм. базы на юге европ. части СССР. — Ларин И. В. (1954). Задачи и методы стационарных геоботанических исследований при создании устойчивой кормовой базы животноводства. В сб.: Докл. на совещ. по стац. геобот. исслед. — Ларин И. В. (1957). Приемы обработки материалов при стационарном изучении динамика урожаев и отавности растений. Бот. журн., 6. — Ларин И. В. и Т. Р. Годлевская (1949). Структура урожая многолетних трав. Бот. журн., 6. — Ларин И. В., Н. С. Конюшков, С. И. Ювенская и др. (1935). Методика определения урожайности и продуктивности пастбищ. В кн.: Опыт. работы на сенокосах и пастбищах. Сб. инструкц. и метод. указан., *I*. — Ларин И. В., Н. С. Конюшков и С. И. Ювенская. (1937). Методика определения урожайности продуктивности пастбищ. В сб.: Опытн. работы на сенокосах и пастбищах. *I*. — Марков М. В. (1951). Проблемы советской геоботаники. Уч. зап. Каз. гос. унив. им. В. И. Ульянова-Ленина, *III*, 1. — Марков М. В. (1954). О задачах и методике стационарных геоботанических исследований. В сб.: Докл. на совещ. по стац. геобот. исслед. — Методика полевых

геоботанических исследований. (1938). — Н е ч а е в а Н. Т. (1957). Методика учета запасов кормов на пустынных пастбищах. Изд. АН Туркм. ССР, Ашхабад. — Н е ч а е в а Н. Т. и И. А. М о с о л о в. (1954). Основные положения и методика составления плановой использования пастбищ с пастбищеоборотами в овцеводческих хозяйствах Туркменистана. — П о п л а в с к а я Г. И. (1924). Опыт фитосоциологического анализа растительности заповедной степи Аскания Нова. Журн. Русск. бот. общ., 9. — П о п л а в с к а я Г. И. (1929). К методике заложения площадок Раункиера при изучении растительности. Журн. Русск. бот. общ., 3. — П р е д в а р и т е л ь н ы е п р о г р а м м ы стационарных комплексных биогеоценологических исследований. (1950). В сб.: Землеведен. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., *III*(*XLIII*). — П р о г р а м м а для ботанико-географических исследований. (1909). Бот.-геогр. подком. при Почв. ком. Имп. Вольн. Эконом. общ., СПб. — П р о г р а м м ы для геоботанических исследований. (1932). Под ред. акад. Б. А. Келлера и проф. В. Н. Сукачева. — П р о з о р о в с к и й А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. Раст. СССР, *II*. — Р а б о т н о в Т. А. (1950а). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III, Геоботаника, *6*. — Р а б о т н о в Т. А. (1950б). Значение изучения фенофазного состава популяции для фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники, *I*. — Р а б о т н о в Т. А. (1950в). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, *LV*, 2. — Р а б о т н о в Т. А. (1951). О структуре луговых травостоев. Вопросы кормодобывания, 3. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1915). К вопросу о количественном учете растительного покрова. Мат. по орг. и культ. корм. площ., *12*. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1929). Проективный учет и описание растительности. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1937). Учет и описание растительности. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1952). К методике изучения растительности и населяемой ею среды. Бот. журн., 2. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1954). Простейшие приемы полевого исследования, методы учета и обработки полевых данных. В сб.: Докл. на совещ. по стац. геобот. исслед. — Р е в е р д а т т о В. В. (1927). О некоторых новых понятиях в фитосоциологии. Изв. Томск. отд. ботан. общ., *II*, 1—2. — Р о д и н Л. Е. (1948). Материалы по изучению растительности Северных и Заунгузских Каракумов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, геобот., 5.— С у к а ч е в В. Н. (1909). Программа для ботанико-географических исследований леса, луга и болота. — С у к а ч е в В. Н. (1913). Программа почвенно-ботанического обследования лугов. Матер. по орг. и культ. корм. площ., 3. — С у к а ч е в В. Н. (1917). О терминологии в учении о растительных сообществах. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — С у к а ч е в В. Н. (1919). Общие задачи, программа и организация изучения растительных сообществ в долине р. Чу. В сб.: Растения долины р. Чу. *I*, VII. — С у к а ч е в В. Н. (1923). О задачах и программах деятельности Отдела прикладной ботаники. Княжедворск. обл. сельхоз. оп. станция. — С у к а ч е в В. Н. (1928). Растительные сообщества. — С у к а ч е в В. Н. (1931). Руководство к исследованию типов лесов. — С у к а ч е в В. Н. (1948). Советское направление в фитоценологии. Вестн. АН СССР, 2. — С у к а ч е в В. Н. (1950а). О некоторых основных вопросах фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники. — С у к а ч е в В. Н. (1950б). Стационарное исследование растительности. В сб.: Предварительные программы стационарных комплексных биогеоценологических исследований. Землеведение. Сб. МОИП., нов. сер., *III* (43). — С у к а ч е в В. Н. (1954). Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. В сб.: Вопросы ботаники, *I*. — С у к а ч е в В. Н. (1956). О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. Бот. журн., 4. — С у к а ч е в В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса. — С у к а ч е в В. Н., А. И. С я и е н к о в а и Е. В. Н а л и в к и н а. (1916). Княжедворский луговой стационарный пункт за 1914—1915 гг. Матер. по орг. и культ. кормов. площ. вып., 14. — Т и х о м и р о в Б. А. (1956). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — У р а н о в А. А. (1925). Материалы к фитосоциологическому описанию заповедной степи Пензенской губернии в связи с законом константности. Тр. по изучению заповедников, 7. — У р а н о в А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. факульт. естествознан. Моск. гос. пед. инст., 1. — У р а н о в А. А. (1955). Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюлл. МОИП., отд. биолог., *60*, 3. — Ш а л ы т М. С. (1935). Законы константности и минимальный ареал в степях СССР. Сов. бот., 1. — Ш а х о в А. А. (1949). О факторах распределения и структуры фитоценозов. Бот. журн., 2. — Ш е н н и к о в А. П. (1917). К методике описания растительности при маршрутном ботанико-географическом исследовании. Журн. Русск. бот. общ., 3—4. — Ш е н н и к о в А. П. (1921). Фитосоциология и опытные питомники. Журн. Петрогр. агроном. инст., *34*. — Ш е н н и к о в А. П. (1930). Волжские луга Средневолжской области. — Ш е н н и к о в А. П. (1937). Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. бот., 5. — Ш е н н и к о в А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, *I*. — Ш е н н и к о в А. П. (1941). Луговедение. — Ш е н н и к о в А. П. (1954).

Основные установки при организации стационарных геоботанических исследований. В сб.: Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исслед. — Шенников А. П. и Е. П. Баратынская (1923). Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ. Журн. Русск. бот. общ., 8. — Anderson K. L. (1942). A comparison of line transects and permanent quadrats in evaluating composition and density of pasture vegetation of the tall prairie grass type. Journ. Amer. Soc. Agron., *34.* — Archibald E. E. A. (1949). The specific character of plant communities. I. Herbaceous communities. Journ. Ecol., *37.* — Arny A. C. (1944). Alfalfa and grass percentage determinations with the inclined point quadrat apparatus at different stages of development of the mixtures. Journ. Amer. Soc. Agron., *36.* — Arny A. C. a. A. R. Schmid. (1942). A study of the inclined point quadrat method of botanical analysis of pasture mixtures. Journ. Amer. Soc. Agron., *34.* — Arrhenius O. (1921). Species and area. Journ. Ecol., *9.* — Arrhenius O. (1922). A new method for the analysis of plant communities. Journ. Ecol., *10.* — Arrhenius O. (1923). Statistical investigations in the constitution of plant association. Ecology, *4.* — Ashby E. (1933). Quantitative analysis of vegetation. Nature, *CXXXII*, 64. — Ashby E. (1935). The quantitative analysis of vegetation. Ann. Bot., *49.* — Ashby E. (1936). Statistical ecology. I. Bot. Rev., *2.* — Ashby E. (1948). Statistical ecology. II. Bot. Rev., *14.* — Ashby E. a. I. M. Pidgeon. (1942). A new quantitative method of analysis of plant communities. Austr. Journ. Sci., *5.* — Baldwin H. J. (1927). A useful quadrat-taker and reproduction counter. Ecology, *8.* — Barness H. a. F. A. Stanbury. (1951). A statistical study of plant distribution during the colonisation and early development of vegetation on china clay residues. Journ. Ecol., *39.* — Bauer H. L. (1943). The statistical analysis of chapparal and other plant communities by means of transect samples. Ecology, *24.* — Billings W. D. (1938). The structure and development of old field shortleaf pine stands and certain physical properties of the soil. Ecol. Monogr., *8.* — Billings W. D. (1941). Quantitative correlations between vegetational changes and soil development. Ecology, *22.* — Billings W. D. (1949). The shadescale vegetation zone of Nevada and Eastern California in relation to climate and soils. Amer. Midl. Natur., *42.* — Blackman G. E. (1935). A study by statistical methods of the distribution of species in grassland associations. Ann. Bot., *49.* — Blackman G. E. (1942). Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations. Ann. Bot., N. S., *6.* — Booth W. E. (1943). Tripod method of making chart quadrats. Ecology, *24.* — Braun-Blanquet J. (1951). Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2 Aufl. Wien. — Braun-Blanquet J. et J. Pavillard. (1922). Vocabulaire de sociologie végétale. Montpellier. — Bray R. J. (1956). A study of mutual occurrence of plant species. Ecology, *37.* — Brown D. M. (1954). Methods of surveying and measuring vegetation. Commonwealth Bur. Past. and Field Crops. Bull., 42. — Brown R. T. a. J. T. Curtis. (1952). The upland conifer — hardwood forests of northern Wisconsin. Ecol. Monogr., *22.* — Buell M. F. a. J. E. Cantlon. (1950). A study of two communities of the New Jersey pine barrens and a comparison of methods. Ecology, *31.* — Cain S. A. (1931). Ecological studies of the vegetation of the Great Smoky Mountains of North Carolina and Tennessee. I. Soil reaction and plant distribution. Bot. Gaz., *91.* — Cain S. A. (1932). Concerning certain phytosociological concepts. Ecol. Monogr., *2.* — Cain S. A. (1934). Studies on virgin hardwood forest. II. A comparison of quadrat sizes in a quantitative phytosociological study of Nasch's Woods, Posey County, Indiana. Amer. Midl. Natur., *15.* — Cain S. A. (1935). Ecological studies of the vegetation of the Great Smoky Mountains. II. The quadrat method applied to sampling spruce and fir forest types. Amer. Midl. Natur., *16.* — Cain S. A. (1936a). A plant sociological herbarium based on synusiae. Ecology, *17.* — Cain S. A. (1936б). Synusiae as a basis in plant sociological field work. Amer. Midl. Natur., *17.* — Cain S. A. (1936в). The composition and structure of an oak wood, Cold Spring Harbor Long Island, with special attention to sampling methods. Amer. Midl. Natur., *17.* — Cain S. A. (1938). The species-area curve. Amer. Midl. Natur., *19.* — Cain S. A. (1943). Sample plot technique applied to alpine vegetation in Wyoming. Amer. Journ. Bot., *30.* — Cain S. A. (1947). Characteristics of natural areas and factors in their development. Ecol. Monogr., *17.* — Cain S. A., G. M. de Oliviera Castro, J. M. Pires a. N. T. da Silva. (1956). Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. Amer. Journ. Bot., *43.* — Canfield R. H. (1941). Application of the line interception method in sampling range vegetation. Journ. For., *39.* — Canfield R. H. (1944). Measurement of grazing use line interception method. Journ. For., *42.* — Clapham A. R. (1932). The form of the observational unit in quantitative ecology. Journ. Ecol., *20.* — Clapham A. R. (1936). Overdispersion in grassland communities and the use of statistical method in plant ecology. Journ. Ecol., *24.* — Clements F. E. (1904). The development and structure of vegetation. Univ. Nebraska. — Clements F. E. (1905). Research methods in ecology. Carn. Inst. Wash. Publ., *190.* — Clements F. E. (1916). Plant succession, an analysis of the development of vegetation. Carn. Inst. Wash. Publ., *242.* — Clements F. E. (1922). Principles and methods in bio-ecology. Carn. Inst. Wash. Year

Book, *21*. — C l e m e n t s F. E. (1928). Plant succession and indicators. H. W. Wilson, New Jork. — C l e m e n t s F. E. (1936). Nature and structure of the climax. Journ. Ecol., *24*. — C l e m e n t s F. E. a. G. W. G o l d s m i t h. (1924). The phytometer method in ecology. The plant and communities as instruments. Carn. Inst. Wash. Publ., *356*. — C l e m e n t s F. E. a. V. E. S h e l f o r d. (1939). Bio-ecology. New York. — C l e m e n t s F. E. a. J. E. W e a v e r. (1924). Experimental vegetation. The relation of climaxes to climate. Carn. Inst. Wash. Publ., *355*. — C l e m e n t s F. E., J. E. W e a v e r a. H. C. H a n s o n. (1929). Plant competition. Carn. Inst. Publ., *398*. — C o t t a m G. a. J. T. C u r t i s. (1949). A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. Ecology, 30. — C o t t a m G. a. J. T. C u r t i s. (1955). Correction for various exclusion angles in the random pair method. Ecology, *36*. — C o t t a m G. a. J. T. C u r t i s. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, *37*. — C o t t a m G., J. T. C u r t i s a. B. W. H a l e. (1953). Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. Ecology, *34*. — C o u p l a n d R. T. (1950). Ecology of mixed prairie in Canada. Ecol. Monogr., 20. — C r a f t s E. C. (1938). Height volnme distribution in range grasses. Journ. For., *36*. — C r o c k e r R. L. a. N. S. T i v e r. (1948). Survey methods in grassland ecology. Journ. Brit. Grassl. Soc., 3. — C u l l e y M. (1938). Densimeter, an instrument for measuring the density of ground cover. Ecology, *19*. — C u r t i s J. T. (1955). A noto on recent work dealing with the spatial distribution of plants. Journ. Ecol., *43*. — C u r t i s J. T. a. H. C. G r e e n e. (1949). A study of relic Wisconsin prairies by the species-presence method. Ecology, *30*. — C u r t i s J. T. a. R. P. M c I n t o s h. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, *32*. — D a u b e n m i r e R. F. (1936). The «Bic Woods» of Minnesota: its structure and relation to climate, fire and soils. Ecol. Monogr., *6*. — D a u b e n m i r e R. F. (1940). Exclosure technique in ecology. Ecology, *21*. — D a u b e n m i r e R. F. (1942). An ecological study of the vegetation of South-Eastern Washington and adjecent Idaho. Ecol. Monogr., *12*. — D a u b e n m i r e R. (1952). Forest vegetation of Nothern Idaho and adjecent Washington and its bearing on concepts of vegetation classification. Ecol. Monogr., *22*. — D i c e L. R. (1945). Measures of the amount of ecological associations between species. Ecology, *26*. — D i c e L. R. (1949). Relationship between frequency index and population density. Ecology, *29*. — D i c e L. R. (1952). Natural communities. Univ. Michigan Press. — D r e w W. B. (1944). Studies on the use of the point quadrat method of botanical analysis of mixed pasture vegetation. Journ. Agric. Res., *69*. — D u R i e t z G. E. (1921). Zur methodologischer Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Uppsala. — D u R i e t z G. E. (1930). Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., *11*, 5. — D y k s t e r i u s E. J. (1948). The vegetation of Western Cross Timbers. Ecol. Monogr., *18*. — E l l i o t J. C. (1953). Composition of upland second growth hardwood stands in the tension zone of Michigan as affected by soils and man. Ecol. Monogr., *23*. — E l l i s o n L. (1942). A comparison of methods of quadratting short grass vegetation. Journ. Agricult. Res., *64*. — F r o l i k A. L. a. F. D. K e i m. (1933). Native vegetation in the prairie hay district of North Central Nebraska. Ecology, *12*. — G l e a s o n H. A. (1917). The strncture and development of the plant association. Bull. Torr. Bot. Club, *44*. — G l e a s o n H. A. (1920). Some application of the quadrat method. Bull. Torr. Bot. Club, *47*. — G l e a s o n H. A. (1922). On the relation between species and area. Ecology, *3*. — G l e a s o n H. A. (1925). Species and area. Ecology, *6*. — G l o a s o n H. A. (1929). The significance of Raunkiaer's law of frequency. Ecology, *10*. — G l e a s o n H. A. (1939). The individualistic concept of the plant association. Amer. Midl. Nat., *21*. — G o o d a l l D. W. (1952a). Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. Austr. Journ. Sci. Res., ser. B, *5*. — G o o d a l l D. W. (1952б). Quantitative aspects of plant distribution. Biol. Rev., *27*. — G o o d a l l D. W. (1953a). Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. Austr. Journ. Bot., *1*. — G o o d a l l D. W. (1953б). Objective methods for the classification of vegetation. II. Fidelity and indicator values. Austr. Journ. Bot., *1*. — G o o d a l l D. W. (1954a). Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. Austr. Journ. Bot., *2*. — G o o d a l l D. W. (1954б). Vegetational classification and vegetational continua. Festschr. f. E. Aichinger zum 60 Geburtst., I. — H a i g I. T. (1929). Accuracy of quadrat sampling in studying forest reproduction on cut-over areas. Ecolegy, *10*. — H a n s o n H. C. (1934). A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in western North Dakota. Journ. Agric. Res., *49*. — H a n s o n H. C. (1938). Ecology of grassland. Bot. Rev., 4. — H a n s o n H. C. (1951). Characteristics of some grassland, marsh and other plant communities in Western Alaska. Ecol. Monogr., *21*. — H a n s o n H. C. a. W. S. B a l l. (1928). An application of Raunkiaer's law of frequency to grazing studies. Ecology, *9*. — H a n s o n H. C. a. L. D. L o v e. (1930). Comparison of methods of quadratting. Ecology, *11*. — H e a d y H. F. (1950). Studies of Bluebunch Wheatgrass in Montana and height-weight relationships of certain range grasses. Ecol. Monogr., *20*. — H e i n M. A. a. P. R. H e n s o n. (1942). Comparison of the effect of clipping and grazing treatments on the botanical composition of perma-

nent pastures mixtures. Journ. Amer. Soc. Agron., *34*. — Hill R. R. (1920). Charting quadrats with a pantograph. Ecology, *1*. — Hopkins B. (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. Ann. Bot., n. S., *18*. — Johnson L. (1927). An instrument for list charting. Ecology, *8*. — Kemp C. D. a. A. W. Kemp. (1956). The analysis of point quadrat data. Austr. Journ. Bot., 4. — Kenoyer L. A. (1927). A study of Raunkiaer's law frequence. Ecology, *8*. — Klyver F. D. (1931). Major plant communities in a transect of the Sierra Nevada mountains of California. Ecology, *12*. — Leasnre J. K. (1949). Determining the species composition of swards. Agron. Journ., *41*. — Levy E. B. a. E. A. Madden. (1933). The point method of pasture analysis. N. Z. Journ. Agric., *46*. — Lindsey A. A. (1955). Testing the line-strip, method against the full tallies in diverse forest types. Ecology, *36*, 3. — Lommasson T. a. C. Jensen. (1938). Grass volume tables for determining range utilization. Science, *87*. — Lommasson T. a. C. Jensen. (1943). Determining utilization of range grasses from height-weight tables. Journ. For., *41*. — Lutz H. J. (1930). The vegetation of Heart's Content, a virgin forest in Northwestern Pennsylvania. Ecology, *11*. — Malstem H. E. (1930). Combination of list and chart quadrat methods for grazing studies. Ecology, *11*. — Mason H. L. (1947). Evolution of certain floristic associations in western North America. Ecol. Monogr., *17*. — McDougall W. B. (1949). Plant ecology. 4 ed., Philadelphia. — McGinnies W. G. (1930). The quadrat. Jeurn. For., *28*. — McGiunies W. G. (1934). The relationship between frequency index and abundance as applied to plant populations in a semi-arid region. Ecology, *15*. — Mentzer L. W. (1951). Studies on plant succession in true prairie. Ecol. Monogr., *21*. — Merkle J. (1951). An analysis of the plant communities ef Mary's Peak, Western Oregon. Ecology, *32*. — Merkle J. (1954). An analysis of the spruce-fir community on the Kaibol-plateau, Arizona. Ecology, *35*. — Murray S. M. a. P. Glover. (1935). Some practical point regarding the detailed botanical analysis of grass-veld or other pastures by the list-quadrat. Journ. Ecol., *23*. — Nelson E. W. (1930). Methods of studying shrnbby plants in relation to grazing. Ecology, *11*. — Oosting H. J. (1942). An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. Amer. Midl. Natur., *28*. — Oosting H. J. (1948). The study of plant communities. 1 ed. — Parker K. W. a. D. A. Savage. (1941). Reliability of the line interception method in measuring vegetation on the Southern Great Plains. Journ. Amer. Soc. Agron., *36*. — Pearsall W. H. (1924). The statistical analysis of vegetation: a criticism of the concepts and methods of the Upsala school. Journ. Ecol., 12. — Pearso K. (1935). An area-list method for measuring range-plant populations. Ecology, *16*. — Pearse K., J. F. Pechanec a. G. D. Pickford. (1935). An improved pantograph for mapping vegetation. Ecology, *16*. — Pechanec J. F. a. G. D. Pickford. (1937). A weight estimate method for the determination of range or pasture production. Journ. Amer. Soc. Agron., 29. — Pechanec J. F. a. G. Stewart. (1940). Sagebrush grass range sampling studies: size and structure of sampling unit. Journ. Amer. Soc. Agron., *32*. — Penfound W. T. (1945). A study of phytosociological relationships by means of aggregations of coloured cards. Ecology, *26*. — Penfound T. W. (1949). An improved quadrat frame for the analysis of plant populations. Ecology, *30*. — Phillips M. E. (1954). Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersion. Journ. Ecol., *42*. — Poore M. E. D. (1955a). The use of phytosociological methods in ecological investigations. I. The Braun-Blanquet system. Journ. Ecol., *43*. — Poore M. E. D. (1955б). The use of phytosociological methods in ecological investigations. II. Practical issues involved in an attempt to apply the Braun-Blanquet system. Journ. Ecol., *43*. — Poore M. E. D. (1956). The use of phytosociological methods in ecological investigations. IV. General discussion of phytosociological problems. Journ. Ecol., *44*. — Pound R. a. F. Clements. (1900). Tho phytogeography of Nebraska. I. General Survey. 2 ed. Lincoln, Nebraska. — Priestly J. H. (1913). — The quadrat as a method for the field excursion. Journ. Ecol., *1*. — Purer E. A. (1941). Plant ecology of the coastal marshlands of San Diego county, California. Ecol. Monogr., *12*. — Ramaley F. (1939). Sand hill vegetation of North-Eastern Colorado. Ecol. Monogr., *9*. — Raunkiaer C. (1918). Recherches statistique sur les formations végétales. København. — Rice E. L. a. R. W. Kelting. (1955). The species-area curve. Ecology, *36*. — Rice E. L. a. W. Kenfound. (1955). An evaluation of the variable-radius and paired-tree methods in the blackjack-post oak forest. Ecology, *36*. — Robertson J. H. (1939). A quantitative study of true-prairie vegetation after three years of extreme drought. Ecol. Monogr., *9*. — Romell L. G. (1930). Comments on Raunkiaer's and similar methods of vegetation analysis and the «law of frequency». Ecology, *11*. — Segades-Vianna F. (1951). A phytosociological and ecological study of cattailst-ands in Oakland county, Michigan. Journ. Ecol., *39*. — Singh B. N. a. A. V. Chalam. (1936). Unit of quantitative study of weed flora on arable lands. Journ. Amer. Soc. Agron., *28*. — Singh B. N. a. G. V. Chalam. (1937). A quantitative analysis of the weed flora on arable land. Journ. Ecol., *25*. — Singh B. N. a. K. Das. (1939). Percentage frequency and quadrat size in analytical studies of weed flora. Journ. Ecol., *27*. — Sprague V. G. a. W. M. Myers. (1945).

A comparative study of methods for determining yield of Kentucky blue grass and white clover when grown in association. Journ. Amer. Soc. Agron., *37*. — S t a l l a r d H. (1929). Secondary succession in the climax forest formation of Northern Minnesota. Ecology, *10*. — T a n s l e y A. G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. Journ. Ecol., *8*. — T a n s l e y A. G. (1929). Succession: the concept and its values. Proceed. Intern. Congr. Plant Sci., *1*. — T a n s l e y A. G. (1939). The British Islands and their vegetation. Cambr. Univ. Press. — T a n s l e y A. G. (1947). The early history of modern plant ecology in Britain. Journ. Ecol., *35*. — T a n s l e y A. G. (1949). Introduction to plant ecology; a guide for beginners in the study of plant communities. London. — T a n s l e y A. G. a. T. F. C h i p p. (1926). Aims and methods in the study of vegetation. London. — T i d m a r s h C. E. M. a. C. M. H a v e n g a. (1955). The wheel-point method of survey and measnrement of semi-open grasslands and karoo vegetation in South Africa. Bot. Surv. of South Afr., Mem., *29*. — T i m e y F. W., O. S. A a m o d t a. H. L. A h l g r e n. (1937). Preliminary report of a study of methods used in botanical analyses of pastures swards. Journ. Amer. Soc. Agron., *29*. — W a t t A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. Journ. Ecol., *35*. — W e a v e r J. E. (1915). The quadrat method in teaching ecology. Plant World, *21*. — W e a v e r J. E. (1920). Root development in the grassland formation (a correlation of the root systems of native vegetation and crop plants). Carn. Inst. Wash. Publ., *292*. — W e a v e r J. E. (1924). Plant production as a measure of environment: a study in crop ecology. Journ. Ecol., *12*. — W e a v e r J. E. (1931). Who's who among the prairie grasses. Ecology, *12*. — W e a v e r J. E. (1954a). A seventeen-year study of plant succession in prairie. Amer. Journ. Bot., *41*. — W e a v e r J. E. (1954б). North American prairie. Lincoln. Nebraska. — W e a v e r J. E. a. F. W. A l b e r t s o n. (1936). Effects of the Great Drought on the prairies of Iowa, Nebraska and Kansas. Ecology, *17*. — W e a v e r J. E. a. F. W. A l b e r t s o n. (1939). Major changes in grassland as a result of continued drought. Bot. Gaz., *100*. — W e a v e r J. E. a. F. W. A l b e r t s o n. (1940). Deterioration of grassland from stability to denudation with decrease in soil moisture. Bot. Gaz., *101*. — W e a v e r J. E. a. W. E. B r u n e r. (1945). A seven-year quantitative study of succession in grassland. Ecol. Monogr., *15*. — W e a v e r J. E. a. F. E. C l e m e n t s. (1938). Plant ecology. New York. — W e a v e r J. E., H. C. H a r r i s o n a. J. M. A i k m a n. (1925). Transect method of studying vegetation along streams. Bot. Gaz., *8*. — W e a v e r J. E., J. H. R o b e r t s o n a. R. L. F o w l e r. (1940). Changes in true prairie vegetation during the drought as determined by list quadrats. Ecology, *21*. — W e a v e r J. E., L. A. S t o d d a r t a. W. N o l l. (1935). Responsn of the prairie to the great drought of 1934. Ecology, *16*. — W e n t F. W. (1949). Ecology of desert plants. The effect of rain and temperature on germination and growth. Ecology, *30*. — W e s t C., G. E. B r i g g s a. F. K i d d. (1920). Methods and significant relations in the quantitative analysis of plant growth. New Phytol., *19*. — W e s t O. (1938). The significance of percentage area determinations yielded by the percentage area or density list method of pasture analysis. Journ. Ecol., *26*. — W h i t m a n W. C. a. E. J. S i g g e i r s s o n. (1954). Comparison of line interception and point contact methods in the analysis of mixed grass range vegetation. Ecology, *35*. — W h i t t a k e r R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr., *26*. — W i l l i a m s C. B. (1944). Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. Ecology, *32*. — W i l l i a m s C. B. (1950). The application of the logarithmie series to the frequency of occurrence of plant species in quadrats. Journ. Ecol., *38*. — W i l l i a m s C. B. (1954). The statistical outlook in relation to ecology. Journ. Ecol., *42*. — W i l m H. G. (1936). The relation of successional development to the silviculture of forest burn communities in Southern New York. Ecology, *17*. — W i n k w o r t h R. E. (1955). The nse of point quadrats for the analysis of heathland. Austr. Journ. of Bot., 3. — Y a p p R. H. a. D. J o h n s. (1916). The salt marshes of Dovey estuary. I. Introductory. Journ. Ecol., *4*. — Y a p p R. H. a. D. J o h n s. (1917). The salt marshes of the Dovey estuary. II. The salt marshes. Journ. Ecol., *5*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 X 1957).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

А. Н. Окснер. Флора лишайників України, *I*. Київ, Видавництво Академії наук Української РСР, 1956.

Надо горячо приветствовать выход в свет первого тома фундаментального труда А. Н. Окснера «Флора лишайников Украины». Это не только первая флора лишайников, вышедшая в советское время, но и первая и единственная флора после выхода в свет знаменитой «Флоры лишайников Средней России» А. А. Еленкина 1906—1911 гг. Она же, как пишет автор в своем предисловии, является первым звеном в серии, посвященной изучению споровых растений УССР.

Между тем потребность в трудах, освещающих флору лишайников вообще и отдельных частей Советского Союза на подлинно научном уровне, огромна. Рецензируемая работа, хотя и касается только УССР, вполне может быть применена значительно шире. Она полезна не только для систематиков-лихенологов, но и для многих других специалистов — геоботаников, лесоводов, тундроведов и других, а также с успехом может быть применена и для занятий со студентами в высших учебных заведениях.

Кроме краткого предисловия, книга заключает в себе две части: общую и специальную. Общая часть состоит из пяти разделов.

В разделе I дается общая характеристика лишайников. Отмечается, что основную роль в образовании слоевища лишайника почти всегда играет водорослевый компонент, а функция образования половых спороношений (плодоношений) принадлежит исключительно грибу. Вот почему гриб и определяет филогенетические взаимоотношения лишайников.

Автор подробно останавливается на термине «гонидий», которым в лихенологической литературе обычно называют второй компонент лишайника — водоросль. Он предлагает решительно отказаться от этого названия, так как под ним подразумевают самые разные понятия. Вальрот, впервые предложивший этот термин в 1825 г., обозначал им органы бесполого размножения, каковыми он считал водоросли; в микробиологии гонидиями называют особые элементы размножения у некоторых бактерий, в альгологии под этим понимают изолированные клетки синезеленых водорослей, которые возникли вследствие фрагментации, и т. д. Однако в разделе II, при анатомическом описании слоевища, автор сохраняет название «гонидиальный слой», что не совсем логично, если термин «гонидий» должен быть изъят. В данном случае надо тогда говорить просто о слое водорослей.

Затем очень коротко освещается вопрос о продолжительности жизни и скорости роста у различных лишайников, приводятся данные как наших, так и зарубежных авторов. Нам представляется, что этот вопрос, имеющий очень большое не только теоретическое, но и практическое значение для оленеводства на Крайнем Севере, освещен автором недостаточно полно. В основном им указываются старые данные, из которых бо́льшая часть относится к прошлому столетию, между тем как советские ботаники много работали над изучением роста лишайников на севере СССР и продолжают работать дальше в этом направлении. Подытоживающей сводкой этих работ является статья В. Н. Андреева,[1] которая не нашла своего отображения в книге Окснера.

Заканчивается раздел разбором взглядов Ченджия Самбо и П. Генкеля относительно постоянного наличия в слоевище лишайника азотобактера и его роли как симбионта; приведены также последние наблюдения нашего известного советского микробиолога Н. А. Красильникова, полностью опровергающие эти представления. Здесь было бы интересно привести еще одну работу А. Д. Фурсаева,[2] который, на основании предполагаемого наличия в лишайнике азотобактера, считает лишайник состоящим из трех компонентов и предлагает заниматься лишайниками не систематикам-лихенологам, а геоботаникам.

[1] В. Н. Андреев. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, вып. 9, 1954, стр. 11—74.

[2] А. Д. Фурсаев. Флора и растительность юго-востока. Саратов, 1946, стр. 23—26.

Большое место занимает в книге II раздел, посвященный слоевищу. Рассматриваются: внешняя форма, размер, окраска, прикрепление лишайников к субстрату, анатомическое строение слоевища, грибной и водорослевый компоненты и цефалодии. Здесь мы находим много ценных и интересных наблюдений. Автор отмечает, что округлая форма слоевища обусловливается радиальным ростом гиф, причем «форма его тем правильнее, чем ровнее субстрат. На горизонтальных поверхностях округлое слоевище имеет более правильную форму, на вертикальных оно становится более вытянутым».

Стремясь упорядочить лихенологическую номенклатуру, Окснер заостряет внимание на термине «лопасть», которым обычно обозначают участок между двумя вырезами слоевищного края, независимо от их глубины; он называет лопастью часть слоевища между вырезами, глубина которых не превышает $^1/_3$ длины до центра слоевища, а все части между более глубокими вырезами — долями. Окснер считает, что правильнее было бы придерживаться терминологии, принятой в морфологии цветковых растений, и части с вырезами глубже $^1/_2$ листовидной пластинки называть долями, а с вырезами почти до центра — сегментами. Нам не понятно, почему автор книги, считая эту терминологию более правильной, не пользуется ею.

Впервые в отечественной литературе очень подробно разобраны различные способы прикрепления лишайников к своему субстрату: при помощи ризоидов, ридзин, гаптеров, гомфа и другие способы. Окснер отмечает, что в нашей отечественной литературе гомфом, вслед за А. А. Еленкиным, стали неправильно называть способ прикрепления некоторых кустистых лишайников (например, у видов *Usnea*, *Ramalina*, *Evernia* и др.) лишь одним основанием своей главной веточки. Такое прикрепление осуществляется наростом сердцевинного слоя, который, несколько углубившись в субстрат, образует широкую базальную пластинку, которую автор предлагает называть «псевдогомфом» в отличие от настоящего гомфа, в образовании нароста которого принимает участие не только сердцевинный, но и коровый слой, в результате чего получается крепкое слоевищное образование, имеющее вид коротенькой ножки и часто называемое «пупком».

Неправильным считает автор и название «первичное слоевище» у *Cladonia*, так как первичным слоевищем следует называть тот зачаток будущего слоевища лишайника (например, мицелий, подстилку), который еще не содержит водорослей. Для горизонтальных слоевищ кладоний он предлагает названия «накипные», «чешуйчатые», и «листоватые» слоевища, а для вертикальных — «подеции».

В разделе III автор подробно останавливается на различных способах размножения лишайников. Много внимания уделено апотециям и перитециям, наличию в некоторых перитециях *Endocarpon*, *Staurothele* и *Thelenidia* гимениальных водорослей, спорам и их прорастанию, конидиям, соредиям и соралям, изидиям и другим более редким способам размножения лишайников. Дается классификация различных типов соралей и изидиев. Раздел IV, посвященный химии лишайников, изобилует большим фактическим материалом и является как бы базой для решения целого ряда вопросов биологического и систематического порядка. В нем автор отмечает некоторые биологические особенности отдельных лишайников, как например выделение на поверхности корового слоя щавелево-кислого кальция, который часто встречается в большом количестве у некоторых, особенно ксерофитных лишайников. Тут же приводятся взгляды тех исследователей, которые считают, что биологическое значение этого выделения состоит в предупреждении пересыхания слоевища или в возможном использовании углерода водорослями. В основном же автор останавливается здесь на тех химических веществах, содержащихся в лишайнике, которые могут иметь лишь определенное диагностическое значение. К таковым он относит: масла и связанные с их присутствием образование жировых клеток, красящие пигменты (приводится классификация пигментов по Бахману), запах и, наконец, наиболее важные и специфичные для лишайников лишайниковые кислоты.

Биологическое значение лишайниковых кислот до сих пор еще не выяснено, и Окснер приводит следующие интересные взгляды различных авторов: 1) лишайниковые кислоты являются отходами в обмене веществ, 2) они защищают лишайники от поедания животными, 3) защищают лишайники от сильного испарения и освещения, 4) являются резервными питательными веществами, богатыми углеродом, 5) благодаря лишайниковым кислотам, которые откладываются на стенках гиф, последние не смачиваются водой, и в связи с этим в слоевище всегда много воздуха.

Автор рассматривает большое число экспериментальных работ и приходит к выводу, что образование лишайниковых кислот зависит не от сожительстве гриба и водоросли вообще, как это считалось раньше, а от особенностей питания, которые характеризуют симбиотический образ жизни лишайников. Он совершенно правильно пишет, что «количество лишайниковых кислот у известного вида может колебаться в более или менее широких пределах, но их количество (определенный набор) остается обычно константным», за небольшими исключениями. Вполне понятно поэтому, что ценность химического метода в систематике была признана уже давно и что его следует широко использовать и в дальнейшем, но всегда вместе с другими методами систематики, особенно морфологическим. Однако переоценка значения химического метода и неправильное его использование (каковое мы видим у ряда авторов, например у Дьельника) приводят к ложным представлениям и не вносят ясности в познание лишайников.

В заключении этого раздела автор останавливается на таксономическом значении химических особенностей близких видов лишайников. При этом он различает следующие случаи:

1) Наличие того или иного специфического вещества (кислоты) в лишайнике бывает иногда очень непостоянно, вплоть до полного исчезновения (например, париетин у *Xanthoria parietina* в тени и на свету). Такие изменения надо рассматривать, как формы.

2) Виды, морфологически сходные, иногда имеют разные кислоты, которые легко получаются одна из другой путем окисления или восстановления побочных цепей, что не влечет за собой коренной морфолого-физиологической перестройки организма. Такие формы лишайников надо рассматривать как физиологически определенные разновидности (чтобы отметить специфическую физиологическую обособленность их), которые в дальнейшем могут принести к более коренным морфологическим перестройкам.

3) Виды, морфологически сходные, но имеющие разные химические вещества, возможность перехода которых одного в другое мы еще пока мало знаем. Основное внимание здесь надо сосредоточить на изучении морфологии таких видовых пар, а сами изменения рассматривать, как формы или разновидности.

4) Виды, связанные многочисленными переходными формами, но обладающие разными специфическими веществами, рассматриваются, как формы. Лишь при дальнейшей морфологической дивергенции этих форм, когда эти морфологические признаки приобретут константный характер, их можно будет рассматривать, как самостоятельные виды.

Несомненный интерес представляет также последний раздел (V), посвященный взаимоотношениям гриба и водоросли. Этот вопрос, имеющий большое теоретическое значение, уже с давних пор волновал многих исследователей, и по нему имеется очень большая литература. Автор очень сжато, но, вместе с тем, очень живо освещает, начиная с конца XIX ст., все основные теории, которые выдвигались, и критически разбирает каждую из них.

Затем, подводя итоги всему сказанному, он пишет, что не вызывает никаких сомнений, что взаимоотношения компонентов лишайника представляют различные стадии паразитизма и сапрофитизма гриба на водоросли, начиная от почти индиферентных, едва заметных паразитических связей до очень суровых форм. Причем этот паразитизм охватывает лишь небольшую часть клеток водорослей, используя запасные питательные вещества и постепенно приводя клетки водорослей к гибели.

В конце общей части приводятся 2 списка литературы. Один включает работы, которые могут быть использованы при обработке лишайников УССР, второй — работы, которые целиком или частично посвящены лишайникам УССР. Явно не хватает еще одного списка — списка цитируемой в общей части литературы, дабы желающий ближе познакомиться с приводимыми автором данными имел бы возможность обратиться к первоисточнику.

Специальная часть труда начинается с дихотомической таблицы для определения семейств и такой же дихотомической таблицы для определения родов. После того идет описание отдельных порядков, семейств, родов и других систематических единиц. Начинается оно с *Verrucariaceae* и доходит до *Lecideales*, которые должны войти в следующий том. Всего приводится 30 семейств, в том числе три новых для науки: *Normandinaceae*, *Acrocordiaceae* и *Polyblastiaceae*, а *Verrucariaceae*, *Pyrenulaceae*, *Endocarpaceae* и *Thelotremaceae* даются в новом понимании автора.

Все семейства лишайников, помещенные в первом томе, вместо двух существовавших до сих пор порядков, объединены в следующие 13 порядков: *Sphaeriales*, *Dothideales*, *Graphidales*, *Arthoniales*, *Pilocarpales*, *Chrysotrichales*, *Caliciales*, *Thelotremales*, *Coenogoniales*, *Collemales*, *Pannariales*, *Stictales* и *Gyalectales*.

После описания каждого семейства дается дихотомическая таблица для определения родов, а после описания каждого рода — таблица для описания видов. Кроме морфолого-анатомических данных, для каждого семейства и рода приводится сведения исторического порядка и указывается их географическое распространение.

Первый том «Флоры лишайников в УССР» включает 81 род, все роды имеют общую нумерацию. В пределах каждого рода виды имеют свою собственную порядковую нумерацию, что дает возможность сразу определить количество видов в каждом роде. Виды расположены в филогенетическом порядке, от менее организованных к более организованным.

Наряду с известными для Украины видами, указываются некоторые виды, нахождение которых возможно в пределах УССР, как например *Jonaspis suaveolens* (Fr.) Th. Fr., *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Arthonia elegans* Almq. и др.

Для каждого вида приведена его основная синонимика, и впервые латинское название сопровождается еще украинским. При этом для видов дан большей частью смысловой перевод, как например: squamulosocrustacea — луснато-накипна (чешуйчато-накипной), rupestris — скельна (скальный,) alba — біла (белая) и т. д., а для латинских названий родов дана транскрипция буквами украинского алфавита, например: *Verrucaria* — Верукарія, *Placidiopsis* — Плацидіопсис, *Acrocordia* — Акрокордія и т. д.

Для каждого вида, кроме подробного перечня известных местонахождений в пределах УССР, указано его общее распространение и распространение в пределах СССР.

Многие виды сопровождаются описанием их разновидностей и форм, встреченных в пределах УССР, и снабжены рисунками. Значительная часть этих рисунков является оригинальной, другая взята автором из работ многих лихенологов: Мигулы, Сервита, Кейслера и многих других.

В конце тома автор дает описание одного нового вида — *Staurothele columellaris* Oxn. sp. nova и двух новых разновидностей: *Psorotichia moravica* var. *urceolata* Oxn. et Kopaczew. var. nova и *Endocarpon adscendens* var. *vesiculare* Oxn. var. nova.

К первому тому приложена карта ботанико-географических районов УССР и два указателя, из которых один дан на украинском языке и включает все семейства и роды первого тома, а второй — на латинском языке и включает все семейства и роды, упоминаемые в специальной части данного тома.

Подводя итог всему сказанному и очень высоко и положительно оценивая выход в свет первого тома «Флоры лишайников Украины», хочется, однако, остановиться на ряде досадных моментов, кроме тех критических замечаний, которые были сделаны выше.

Прежде всего, хотелось бы видеть во «Флоре» хотя бы небольшую главу, посвященную вопросу о виде, где было бы сказано, как автор понимает вид, разновидность, форму и другие систематические единицы. Это тем более интересно, что во «Флоре» приводится большое количество систематических категорий. В главе о химии лишайников автор высказывает некоторые свои соображения о виде, но это все-таки не освещает полностью этот сложный вопрос.

К глубокому огорчению приходится констатировать отсутствие главы, посвященной географии лишайников. Кому, как не А. Н. Окснеру, который является нашим ведущим и почти единственным лихенологом, работающим в области изучения географии лишайников, надо было бы это сделать.

Правда, при разборе отдельных семейств и родов автор касается их распространения, но все же особую главу, специально посвященную географии, надо было обязательно ввести в общую часть, тем более, что еще ни одна обобщающая сводка по географии лишайников не написана ни одним советским лихенологом, и это была бы первая такого рода работа в СССР.

Мы прекрасно понимаем, что в рамках отпущенного для книги листажа нельзя объять необъятного, но во всяком случае уже лучше было бы ограничиться общими для всей «Флоры» родовым и видовым указателями латинских названий семейств, родов и видов, и тем самым выиграть несколько страниц, которые и посвятить обзору географии лишайников.

Очень хотелось бы увидеть главу о географии лишайников во втором томе, тем более, что в нем должны быть напечатаны наиболее многочисленные по своему видовому составу семейства — *Lecideaceae*, *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae*, *Parmeliaceae* и др.

Заканчивая обзор первого тома «Флоры лишайников Украины», нельзя еще раз не отметить большого положительного значения ее опубликования. Эта, действительно, исчерпывающая сводка видового состава лишайников Украины, составленная на высоком научном уровне, является ценным вкладом в нашу лихенологическую литературу. Богатый фактический материал, критический подход к разбираемым вопросам и обилие рисунков, в том числе многих оригинальных, увеличивают еще больше достоинство этой книги, которая вполне заслуживает быть настольной книгой каждого лихенолога.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

К. А. Рассадина.

(Получено 28 IV 1957).

Kyuichi Sakurai. Muscologia japonica. Tokyo, Iwanami Shoten, 1954, 247 стр., 70 табл. — **К. Сакураи.** Мхи Японии. 1954.

Работа известного японского бриолога К. Сакураи «Muscologia japonica», вышедшая из печати в 1954 г., явилась результатом многолетнего изучения бриофлоры Японских островов. В предшествующие годы были опубликованы многочисленные статьи Сакураи, посвященные разным группам листостебельных мхов, с описанием большого числа новых видов. Эти флористические и таксономические разработки частных вопросов были обобщены и легли в основу рассматриваемой книги, представляющей конспект флоры мхов Японии. Автор задался целью дать полный перечень известных к настоящему времени видов мхов, населяющих его страну. Поэтому бо́льшую часть книги составляет систематический список видов сфагновых (*Sphagnales*), андреевых (*Andreaeales*) и бриевых (*Bryales*) мхов, расположенных по системе Флейшера—Бротеруса, без описаний, без указания местонахождений, с краткими ключами только для некоторых

родов и семейств. Книга, написанная на японском языке, богато иллюстрирована, с небольшой общей частью на 14 страницах, включающей перечень основной литературы по мхам Японии.

Работой Сакураи подводится определенный итог в изучении бриофлоры Японии. Длительное время мхи Японии, как и других стран восточной Азии, изучались европейскими бриологами преимущественно не на основании личных сборов, а в результате обработки коллекций других сборщиков, часто миссионеров. Основы познании этой группы растений восточной Азии были заложены такими выдающимися бриологами, как Бешерель, Бротерус, Диксон, Кардо, Линдберг, Миттен, Мюллер, Пари, Реймерс, Терио и др.

Впоследствии все большее участие в изучении своей отечественной бриофлоры принимают японские ученые и среди них Хорикава, Сакураи, Ногухи, Окамура, Хаттори, Андо, Сузухи, Охи и др. К настоящему времени довольно многочисленная группа японских бриологов создала все предпосылки для того, чтобы, наряду с продолжающимся уточнением картины распространения мхов в пределах страны и выяснением объема и понимания отдельных видов и родов, заняться обобщением материалов по бриофлоре Японии.

В этом отношении книга Сакураи может служить хорошим началом. В ней приводится около 1600 видов листостебельных мхов из 295 родов, относящихся к 56 семействам, в их числе только 54 вида принадлежат к сфагновым мхам и 5 видов к андреевым. Таким образом, в количественном отношении флора листостебельных мхов Японии превышает число видов листостебельных мхов, известных для территории Советского Союза, хотя и не полностью еще учтенных.

Позиция Сакураи в номенклатурных вопросах, где он, вопреки мнению многих бриологов, за исходную дату вместо 1801 г. попрежнему признает 1753 г., несколько затрудняет сравнение списков. Однако еще бо́льшие трудности для сопоставлений представляет весьма дробное понимание автором видов, особенно таких родов, как *Pogonatum*, *Rhacomitrium*, по-видимому также *Fissidens*, *Dicranum*, *Entodon* и некоторых других. Одновременно им допускается неодинаковое толкование объема рода и семейства в разных группах мхов. В широких границах признается семейство *Pottiaceae*, а также роды *Barbula*, *Grimmia*, без выделения из них родов *Hydrogonium*, *Schistidium*, наряду с которыми обособленно рассматриваются *Astomum*, *Hymenostomum*, *Gymnostomum*, *Hymenostylium*, *Weisia*, *Trichostomum* и т. д.

Остается непонятным, из каких соображений автором отдается предпочтение более позднему названию *Mnium arcuatum* Broth. перед приоритетным *M. immarginatum* (Lindb.) Broth. Точно так же остается неясным вопрос о произрастании *Pogonatum aloides* в восточной Азии, в чем высказывает сомнение ряд бриологов. Снова повторяется миттеновский рисунок *Glyphomitrium humillimum*, который, по существу, является единственным для этого вида. Это делает необходимым выяснить видовую самостоятельность *G. humillimum* (Mitt.) Card. и его взаимоотношения с *G. warburgii* Broth.

Хорошие рисунки большинства видов, к сожалению, мало помогают при попытках уловить видовые отличия в системе полиморфных родов, потому что, кроме прекрасно изображенного общего вида растения, обычно дается только мелкий контурный рисунок его листа, что заведомо недостаточно.

В соответствии с тем интересом, который вызывает книга Сакураи, было бы желательно, чтобы в новом издании она появилась на одном из европейских языков с указанием распространения видов и с более подробными иллюстрациями несколько более крупных размеров.

Для советских бриологов эта сводка одной из наиболее подробно изученных моховых флор, соседней страны имеет не только большое систематико-флористическое, но и большое ботанико-географическое значение. Как известно, в бриофлоре советского Дальнего Востока обнаруживается целый ряд восточноазиатских видов и тем самым устанавливаются общие связи с флорой Японии. Иногда ошибочно считают, что эти связи территориально ограничиваются Приморьем, и сибирские местонахождения видов, общих с восточной и южной Азией, истолковывают только как ареальные обособления далекого прошлого. На наш взгляд, уже сейчас имеются основания предполагать более широкое распространение в азиатской части СССР целого ряда видов, которые теряют право на восточноазиатскую обособленность. К категории таких видов относятся *Mnium immaarginatum*, вероятно также и *Myuroclada concinna*, *Rhabdoweisia kusenevae*, *Mnium confertidens*, *Habrodon piliferus* и другие; число таких видов в ближайшие годы значительно возрастет. Хотя среди них, возможно, наметятся генетически неоднородные группы, все же их более широкое участие в бриофлоре Сибири должно будет указывать на ее азиатский характер. Тем самым встанет вопрос об уточнении генезиса европейской флоры мхов и о пересмотре участия в ней восточноазиатских мигрантов и восточноазиатских дериватов.

В связи с этим становится актуальным сопоставление японских и китайских видов мхов с дальневосточными и сведе́ние их синонимики. К сожалению, так же как это имеет место в отношении *Pterogonium coreense* Card., уже давно переведенного Ногухи (Noguchi, в 1939 г.) в синонимы *Erythrodontium leptothallum* (C. Müll.) Nog., весьма вероятно, что и сейчас еще под разными названиями в соседних странах бытуют одни и

те же виды. В этом отношении особенно настораживает плохое знание русской литературы японскими бриологами и недостаточное знание в СССР бриологических работ на японском языке. Возможно, что именно этим объясняется отсутствие в сводке Сакураи видов, более или менее часто встречающихся на нашем Дальнем Востоке (*Thamnium vorobjovii* Lazar., *Haplohymenium flagelliforme* L. Savicz, *Erythrodontium subfalcatum* Dixon и др.).

С этой стороны книга Сакураи, как конспект флоры листостебельных мхов Японии, должна сыграть большую положительную роль в работе советских бриологов.

Из сопоставления флоры мхов Советского Союза с японской флорой напрашивается несколько общих замечаний флористического и ботанико-географического порядка. Исходя из объема таксономических единиц, принятых у Сакураи, в Японии наиболее крупными семействами листостебельных мхов являются следующие: *Dicranaceae* — 26 родов, 136 видов; *Brachytheciaceae* — 14 родов, 129 видов; *Hypnaceae* — 16 родов, 127 видов; *Pottiaceae* — 27 родов, 116 видов; *Thuidiaceae* — 15 родов, 101 вид. Относительно слабо представленные в СССР семейства в Японии насчитывают: *Sematophyllaceae* — 17 родов, 68 видов; *Entodontaceae* — 10 родов, 42 вида; *Neckeraceae* — 10 родов, 39 видов; *Theliaceae* — 8 родов, 24 вида. Только единичными видами представлены в СССР семейства: *Meteoriaceae* (в Японии 26 видов), *Hypopterigiaceae* (в Японии 16 видов), *Lembophyllaceae* (в Японии 11 видов), *Leucodontaceae* (в Японии 11 видов), *Hookeriaceae* (в Японии 13 видов), *Pterobryaceae* (в Японии 3 вида). В СССР совершенно не известны виды из семейств: *Calymperaceae*, *Rhizogoniaceae*, *Erpodiaceae*, *Rhacopilaceae*, *Trachypodiaceae*, *Myuriaceae*, *Symphyodontaceae*, которые и в Японии насчитывают небольшое число видов.

Наиболее полиморфными родами в Японии являются: *Fissidens* (68 видов), *Sphagnum* (54), *Brachythecium* (49), *Bryum* (47), *Mnium* (45), *Dicranum* (43), *Plagiothecium* (36), *Entodon* (33), *Thuidium* (31), *Isopterygium* (31), *Rhacomitrium* (27), *Grimmia* (26), *Hypnum* (23), *Pohlia* (21), *Pogonatum* (21), *Philonotis* (20), *Haplohymenium* (20), т. е. роды, хорошо известные в умеренных широтах.

В то же время некоторые роды мхов, которые в Европе и в СССР характеризуются более значительным видовым разнообразием, в Японии олиготипны. Среди них следует упомянуть: *Orthotrichum* (в Японии только 6 видов), *Tortula* (в Японии 6 видов), *Drepanocladus* (в Японии 7 видов), *Encalypta* (в Японии 3 вида), *Calliergon* (в Японии 3 вида), *Timmia* (в Японии 2 вида), *Helodium* (в Японии 1 вид), *Aloina* (в Японии 1 вид), *Amblystegiella* (в Японии 1 вид). Для Японии не известны такие роды, как *Desmatodon*, *Crossidium*, *Pterygoneurum*, *Splachnum*, *Meesia*, *Paludella*, *Catoscopium*, *Tomenthypnum* и др. Наряду с этим в Японии встречаются тропические виды и роды, совершенно отсутствующие в умеренной Евразии; однако их удельный вес все же небольшой. Любопытно, что род *Ectropothecium*, который часто рассматривается, как викарный в тропических условиях по отношению к роду *Hypnum*, обычному в умеренном поясе, в Японии встречается в следующих видовых соотношениях: *Hypnum* — 23 вида, а *Ectropothecium* — 8 видов.

Таким образом, такие роды, признаваемые бореальными, как *Sphagnum*, *Dicranum*, в Японии являются весьма полиморфными, а такие, как *Splachnum*, *Orthothecium*, *Cinclidium*, довольно обычные в арктике, здесь отсутствуют или представлены единичными, иногда самобытными видами. Это обстоятельство нельзя не учитывать, как указание на то, что в составе родов *Sphagnum*, *Dicranum* основное ядро влаголюбивых видов — океанической приуроченности. В то же время роды *Tortula*, *Pottia* и другие, обычные для ксерофильных областей, здесь обеднены в видовом отношении или совершенно отсутствуют. По мере продвижения с севера на юг вдоль тихоокеанского побережья заметно возрастает участие в моховом покрове тропических видов.

Даже из беглого сопоставления флористических данных намечается флористическая общность стран восточной Азии в распространении мхов и других высших растений.

И. И. Абрамов.

Ленинградский государственный
университет им. А. А. Жданова.

(Получено 26 XI 1957).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ТВОРЧЕСКИЙ ПУТЬ ВЛАДИМИРА АНДРЕЕВИЧА ДУБЯНСКОГО

В 1957 г. исполнилось 80 лет со дня рождения выдающегося русского ученого-путешественника, неутомимого исследователя среднеазиатских пустынь, ботаника-географа, одного из основателей песковедения, основателя и на протяжении ряда лет руководителя Репетекской песчаной станции Владимира Андреевича Дубянского.



Владимир Андреевич Дубянский родился 12 июля 1877 г. в г. Павловске Воронежской губ., в семье учителя. По окончании Воронежской гимназии В. А. поступил в Московский университет на Естественное отделение Физико-математического факультета, где занимался ботаникой под руководством проф. М. И. Голенкина и доцента Д. Н. Прянишникова. За участие в студенческих волнениях в январе 1902 г. был заключен в тюрьму на 6 месяцев и исключен из университета «без права поступления во все высшие учебные заведения России в течение всей жизни».

В июне 1903 г. окончил университет с дипломом первой степени. Получив запрещение въезда в Москву, где он был приглашен остаться при университете для подготовки к профессуре, В. А. в ноябре 1902 г. поступил в петербургский Ботанический сад, где и работал научным сотрудником до 1918 г.

Еще будучи студентом IV курса Московского университета, В. А. в 1901 г. начал ботанико-географические исследования в бассейне р. Тулучеевой, левого притока Дона. Он заинтересовался растительностью меловых обнажений, содержащей целый ряд эндемичных видов, а также южные крымско-кавказские и среднеазиатские виды, растущие в указанной области исключительно на мелу. Результаты этой работы были доложены им на XI Всероссийском научном съезде естествоиспытателей и врачей и опубликованы в «Дневнике» съезда в декабре 1901 г.

В 1903 г. В. А. был командирован Ботаническим садом и Петербургским обществом естествоиспытателей в Воронежскую губ. и в Область Войска Донского для продолжения начатых исследований. Результаты работ были доложены в Обществе естествоиспытателей в январе 1904 г. и напечатаны в «Известиях Санктпетербургского ботанического сада» (т. V, № 3, 1905).

«На основании произведенных исследований В. А. Дубянский пришел к самостоятельному решению интересного и важного теоретического вопроса о генезисе меловой флоры. Вопреки воззрениям прежних исследователей, считавших данную флору или реликтовою, или же распространявшеюся под влиянием деятельности человека, он объясняет ее происхождение расселением крымско-кавказских и среднеазиатских ксерофитов на север, по мере появления меловых обнажений по высоким берегам рек Донского и Волжского бассейнов, текущих в южном направлении, и приспособлением растительных форм к новым, специальным условиям существования».[1]

Для того, чтобы всесторонне обосновать свои выводы о движении некоторых среднеазиатских видов на север, В. А. предпринял в 1904 г. обширную поездку по казахским степям. Это путешествие, во время которого было пройдено около 2200 верст караванного пути и были посещены пески Большие Барсуки, северный чинк Усть-Урта от Кашкарата до Джильтау, солончаковая пустыня до устья Эмбы, пески и меловые выходы по берегам последней и Мугоджарские горы на всем их протяжении, не только дало возможность полностью подтвердить прежние выводы исследователя, но доставило еще новый богатый материал по вопросу о происхождении и развитии песков казахских степей и их растительности.[2]

Главным следствием указанного путешествия было то, что с этого времени пустыня навсегда привлекла к себе Владимира Андреевича, и систематическим, широким ее изучением он занимается уже 54-й год.

В 1906 г. В. А. был избран действительным членом Русского географического общества, в котором работал секретарем Отделения физической географии и секретарем Комиссии по изучению сыпучих песков России и Комиссии по охране памятников природы.

В 1910 г. Почвенная комиссия Вольного экономического общества избрала В. А. руководителем геоботанических исследований в Воронежской губ., которые проводились до 1916 г.; главное внимание уделялось В. А. придонским пескам и их растительности, наименее изученным в то время.[3]

За период с 1903 по 1921 г. В. А. организовал и провел 24 экспедиции для исследования пустынь, полупустынь, степей и песков России по заданиям Ботанического сада, Географического общества, Петербургского общества естествоиспытателей, Академии наук, Департамента земледелия и Лесного департамента. В этих экспедициях В. А. вел разнообразные и широкие исследования по геоморфологии, геоботанике, почвам и фитомелиорации солончаковых пустынь Туркмении, Казахстана, Узбекистана, и песков юго-востока европейской России.

В 1906 г. Русское географическое общество присудило В. А. малую серебряную медаль за исследования киргизских степей. В 1910 г. Географическое общество присудило ему медаль им. Н. М. Пржевальского за совокупность экспедиционных исследований песчаных пустынь и песков России.

На основе работ В. А. Дубянского Географическим обществом в 1910 г. была учреждена Комиссия по изучению сыпучих песков России. По поручению этой Комиссии В. А. в 1912 г. организовал Репетекскую песчаную станцию (в юго-восточных Каракумах, на станции Репетек Ашхабадской ж. д.), которая была первым и в течение ряда лет единственным в мире научным учреждением по стационарному изучению сыпучих песков. В течение 1912—1928 гг. В. А. был неизменным руководителем работ Репетекской песчаной станции. В 1918 г. в период гражданской войны она была разрушена и восстановлена лишь весной 1925 г. благодаря инициативе, настойчивости и предприимчивости ее руководителя.

Большинство сотрудников станции, привлеченных Владимиром Андреевичем к работе, с энтузиазмом вели исследования песчаной пустыни, несмотря на крайне суровые условия жизни в ней. Хотя Репетекская станция располагала чрезвычайно скромными средствами, часть которых В. А. ежегодно покрывал из своих личных средств, она вела систематические исследования свойств песков в Каракумах. За время 1912—1918 и 1925—1928 гг. были изучены и установлены основные закономерности движения барханных песков в юго-восточных Каракумах, изучены водные свойства песков, биологические особенности растений, живущих на подвижных и заросших песках, почвообразовательные процессы в сыпучих песках, а также проводились наблюдения над климатом Каракумов и микроклиматом песков.

В 1912 г. В. А. был командирован Географическим обществом и Петербургским ботаническим садом в США для участия в Трансконтинентальной экскурсии, организованной Американским географическим обществом для представителей географических обществ Европы. Это дало ему возможность ознакомиться с пустынями и песками

---

[1] Из отзыва о работах В. А. Дубянского при присуждении ему медали им. Н. М. Пржевальского (Отчет Русского географического общества за 1910 г., СПб., 1911).

[2] Отчет Русского географического общества за 1910 г., СПб., 1911.

[3] Результаты этих работ использованы в монографии В. А. Дубянского «Пески Среднего Дона и использование их в сельском и лесном хозяйстве» (Сельхозгиз, 1949)

Северной Америки, а также с исследовательскими работами в них. На заключительном собрании Американского географического общества в Нью-Йорке 18 X 1912 В. А. сделал доклад о результатах исследований песчаных пустынь и песков и России и в США.

Летом 1917 г. по просьбе Совета рабочих и служащих Эмбенских нефтяных промыслов В. А. был командирован Петербургским ботаническим садом в западный Казахстан (Гурьевская обл.) для исследования вопроса об улучшении природных условий в районе рабочих поселков в Эмбенской нефтеносной пустыне. Проведя изыскания, он организовал в низовьях р. Урала, в области, считавшейся прежде непригодной для земледелия, поливные огородные плантации. Эти плантации в течение ряда лет были единственным источником снабжения нефтепромыслов овощами. Затем В. А. разработал схему устройства в безводной пустыне водоемов для сбора вод поверхностного стока и фактически осуществил ее, чем был успешно разрешен вопрос водоснабжения в безводной солончаковой пустыне.

Разработав особый способ посадки деревьев в солончаковой пустыне, где обычные приемы не давали результатов, В. А. устроил на пустынном промысле Доссор сад-парк, который стал лучшим местом отдыха нефтяников в знойной пустыне. Такие же сады-парки были затем устроены под его руководством Е. Ф. Серовой на остальных промыслах Эмбенской нефтяной пустыни.

За результаты работ Мелиоративно-агрономического отдела Эмбанефти и Урало-Эмбенской мелиоративной экспедиции Наркомзема, организованных и руководимых Владимиром Андреевичем, ему были присуждены Первой Всесоюзной сельскохозяйственной выставкой (Москва, 1923 г.) три почетных диплома 1-й степени — по полеводству («проф. В. А. Дубянскому за чрезвычайно энергичную работу по проведению весьма удачных опытов культуры ряда сельскохозяйственных растений в безводном Урало-Эмбенском районе, намечающую пути сельскохозяйственного использования этого внеземледельческого района»), по огородничеству и бахчеводству и по семеноводству, а также диплом 2-й степени по мелиорации.

С 1925 г. В. А. заведовал Фитомелиоративным подотделом, который был организован им во Всесоюзном институте прикладной ботаники и новых культур при СНК СССР; одновременно он руководил изыскательскими экспедициями Средазводхоза в песчаной пустыне Каракумы для проектирования защиты от песков ирригационного канала по Келифскому Узбою. В это же время В. А. возобновил работу Репетекской песчаной станции, которая перешла в ведение Института прикладной ботаники в качестве базы для работы Фитомелиоративного подотдела.

В 1928 г. вышла в свет монография В. А. Дубянского «Песчаная пустыня юго-восточные Каракумы, ее естественные районы, возможности их сельскохозяйственного использования и значение для ирригации». За эту работу ему была присуждена в 1929 г. высшая награда Государственного географического общества — большая золотая медаль им. Семенова-Тян-Шанского (рецензия составлена акад. Л. С. Бергом и напечатана в его статье «Песчаная пустыня Каракумы», Природа, 1930, 3). Работа эта явилась ценным вкладом в нашу литературу о песчаных пустынях. На основании своих многочисленных экспедиционных исследований и работ Репетекской станции В. А. дал стройную генетическую схему естественной эволюции песчаных образований юго-восточных Каракумов под влиянием физико-географических и биологических факторов (ветра и растительности). Детально изучив свойства сыпучих песков, биологию растений-псаммофитов и влияние их на занятую ими среду, а также закономерности движения барханных песков в юго-восточных Каракумах, В. А. установил фазы развития растительности на песках и связал их с эволюцией различных форм песчаных образований. Если в настоящее время последняя стадия эволюции песчаных форм в созданной им схеме вызывает возражения у некоторых геоморфологов, то трактовка остальных стадий, а также выявленные и изученные им биологические особенности растений-псаммофитов, свойства сыпучего песка, режим влажности в подвижных и заросших песках, закономерности движения барханных песков, фазы развития растительности на песках, почвообразовательные процессы и др., изложенные в работе «Песчаные пустыни Туркмении» (см. монографию «Туркмения», изд. АН СССР, 1929), пользуются широкой известностью, включены во многие руководства и пособия и являются основой для фитомелиорации песчаных пустынь.

Проф. О. Шевалье (почетный президент Французской Академии наук), поместив статью В. А. Дубянского «Les psammophytes des déserts du Turkestan et leur rôle dans l'évolution des dunes» в редактируемом им журнале «Révue de Botanique Appliquée et d'agriculture tropicale» (Vol. X, 1930 : 102—104), в своем предисловии к этой статье называет ее замечательной и отмечает большое значение работ, проведенных русскими на ст. Репетек в обширной пустыне Каракумы.

В 1930 г., на совещании по изучению и освоению пустынь Советского Союза, созванном Президиумом Госплана СССР, В. А. Дубянский сделал ряд докладов о результатах своих 25-летних исследований пустынь. По постановлению Госплана, Академия наук СССР организовала Песчано-пустынный институт для продолжения и расширения этих исследований и назначила В. А. ученым секретарем и руководителем экспедиций института. Песчано-пустынные экспедиции АН под руководством В. А. охватили исследованиями важнейшие промышленные новостройки в пустынях — Туркмен-

нефть, Карабугазсульфат, Балхашский медеплавильный завод и др. Результаты напечатаны в изданиях АН и ВСНХ.

Ряд экспедиций (с 1931 по 1937 г.) был проведен для изысканий дикорастущих в пустыне зарослей открытых В. А. новых видов сырья для бумаго-целлюлозной промышленности и для грубого прядения и ткачества, на что Комитетом по изобретениям выданы ему 4 авторских свидетельства (из них два совместно с профессором микробиологии Макриновым). Эти экспедиции (в Туркмению, Узбекистан и Казахстан) были организованы В. А. по поручению Академии наук СССР, ВСНХ Туркмении, Главзолота и других учреждений. В результате, Главзолото, применив выделанные под руководством В. А. маты для промывки золота взамен импортных кокосовых, выдало ему премию за освобождение от импорта, а Наркомат бумагоцеллюлозной промышленности включил в план 1942 г. строительство бумагоцеллюлозной фабрики в г. Чарджоу (Туркмения) на открытом В. А. сырье, большие запасы которого выявлены его экспедицией в долине р. Аму-Дарьи между Чарджоу и Кизил-Аяком.

С 1936 по 1939 г. В. А. провел три экспедиции (в Туркмению и Узбекистан) по поручению Главного управления геодезии, картографии и аэрофотосъемки (ГУГКС НКВД) для разработки способа установки геодезических знаков в сыпучих песках, где обычные способы не обеспечивают их устойчивости. Испытание разработанного им фитомелиоративного способа на наиболее высоком бархане в юго-западной Туркмении (близ Ак-Тама) показало его полную пригодность.

Летом 1940 г. по предложению производственной инспекции Наркомнефти В. А. Дубянским была составлена докладная записка «Эмбенская нефтеносная пустыня и значение ее мелиорации для развития нефтепромышленности»;[1] приказом Народного комиссара земледелия В. А. был назначен консультантом по агролесомелиоративным работам трестов Казахстаннефть и Туркменнефть, расположенных в пустынных областях. В 1941 г. он был командирован Наркоматом в Казахстаннефть для проектирования крупного орошаемого участка подсобного хозяйства и агролесомелиоративных работ. После окончания проектирования В. А. был командирован Наркоматом на о. Челекен для выяснения возможностей озеленения рабочих поселков и создания защитных от песка насаждений, а затем был назначен руководителем вновь организованного (в составе Всесоюзного научно-исследовательского нефтяного института) Сектора по улучшению природных условий на нефтепромыслах, расположенных в зоне пустынь.

В связи с приказом заместителя наркома путей сообщения о применении на песках, угрожающих Ашхабадской железной дороге, разработанного В. А. Дубянским способа отгона барханных цепей от железнодорожного пути силою ветра, он получил в 1940 г. приглашение от НКПС обследовать песчаные участки, на которых Ашхабадская железная дорога ведет работы по защите пути от песчаных заносов. Проведя в трех предпринятых им экспедициях обследование песков в районе дороги, В. А. сделал ряд докладов в НКПС и в Управлении Ашхабадской железной дороги о необходимости организовать опытную станцию по защите железнодорожного пути от песчаных заносов; станция была создана и первые годы работала под руководством В. А. Приняв участие в работах организованного в 1951 г. Отделения защитных насаждений Центрального н.-и. института Министерства путей сообщения, В. А. провел опытную проверку разработанного им нового способа «линейной живой защиты» ж.-д. пути от песчаных заносов, основанного на биологических свойствах псаммофитов-пионеров. Метод этот оказался чрезвычайно перспективным, и с 1956 г. Ашхабадская железная дорога приступила к производственным посадкам «линейных живых изгородей».

За последние 6 лет В. А. совершил 5 экспедиций в песчаную пустыню Каракумы.

На основании личных исследований в 1951 и 1952 гг. трассы Главного Туркменского канала на протяжении свыше 800 км по песчаной пустыне Каракумы, В. А. разработал «Вариант схемы агролесомелиоративных мероприятий для защиты Главного Туркменского канала от песчаных заносов». Этот проект получил положительные отзывы акад. В. А. Обручева и других авторитетных исследователей Каракумов.

В 1956 г. по приглашению Агролесопроекта В. А. совершил весной экспедицию в Каракумы, где обследовал трассу Большого Каракумского канала на протяжении 450 км и разработал срочные мероприятия по защите строящегося канала от заноса песком, которые были осуществлены строительством в том же году. В настоящее время В. А. продолжает работы по способам защиты Каракумского канала от песчаных заносов. Предложенные им способы защиты уже сейчас сокращают трудоемкость и стоимость защитных работ более чем в 10 раз.

Начиная с 1907 г. промежутки между большими экспедициями в Каракумы В. А. посвятил изучению придонских песков в Воронежской губ. и в Области Войска Донского. Уже наблюдения, сделанные им в 1907—1909 гг., дали ему возможность высказаться о генезисе упомянутых песков в смысле прямо противоположном взглядам геологов Н. А. Соколова, И. В. Мушкетова и А. А. Иностранцева, а также охарактеризовать различные стадии песков с точки зрения их вредности или пригодности к освоению.

В 1946 и 1947 гг., по приглашению Воронежской гидрогеологической станции, В. А. руководил темой по изучению придонских песков и написал монографию «Пески

[1] Журн. «Восточная нефть», М., 1940, № 9.

Среднего Дона и использование их в сельском и лесном хозяйстве», опубликованную в 1949 г.

Весной 1948 г. В. А. был назначен начальником вновь учрежденного Отдела мелиорации в Институте земледелия им. В. В. Докучаева и руководителем опытной работы на придонских песках. Летом 1948 г. он руководил работами экспедиции по лиманному орошению в Воронежской и Курской областях, организованной Союзводпроектом в результате сделанных им докладов о лиманном орошении в ЦЧО.

В последние годы В. А. разработал способ лесомелиорации песчаных балок Дона и его притоков применением «насаждений-фильтров», которые предложены им для задержания и связывания песчаных наносов, портящих луга и посевы в поймах и засоряющих русло Дона мелями и перекатами, препятствующими судоходству. Применение этого метода также дает возможность использовать обширные площади пустующих песчаных наносов под лесные, плодовые и кормовые культуры. Благодаря содействию Главного управления лесного хозяйства МСХ РСФСР В. А. проводил испытание метода «насаждений-фильтров» в продолжение 6 лет на опытно-производственных посадках в трех лесхозах Сталинградской, Каменской и Воронежской областей. Посадки на площади свыше 100 га дают вполне положительные результаты.

По представлению Министерства водного хозяйства, метод мелиорации песчаных балок насаждениями-фильтрами был утвержден в 1955 г. для показа на Всесоюзной сельскохозяйственной выставке, за что В. А. Дубинский был награжден медалью участника ВСХВ.

В последние два года В. А. разработаны проект защиты Цимлянского водохранилища от запесочивания применением «насаждений-фильтров», а также метод противоэрозионных насаждений для левобережных балок и бассейна Дона, эрозии которых наносят значительный ущерб народному хозяйству.

В трех придонских лесхозах Воронежской, Каменской и Сталинградской областей были учреждены в 1957 г. опытно-показательные участки для выращивания и применения «насаждений-фильтров». Летом того же года В. А. провел организацию этих показательных участков.

Характерной чертой научной деятельности В. А. Дубянского является стремление доводить свои исследования до выводов, имеющих практическое значение и пригодных для внедрения в производство.

Выяснив наблюдениями над растительностью барханных песков в Каракумах основную закономерность их движения — колебательность — и уточнив ее измерениями, организованными им на Репетекской станции, В. А. разработал способ отодвигания барханных цепей, угрожающих путям сообщения и ирригационным каналам, силою сезонных ветров, применяя для этого одностороннюю попеременную установку переносных щитов. Этот способ внедрен в производство в Каракумах для защиты железных дорог и ирригационных каналов от песчаных заносов.

Изучая биологические свойства псаммофитов-пионеров, В. А. разработал особый способ культуры их на барханных песках в виде «линейных живых изгородей». Применение этого способа в защитных посадках Ашхабадской железной дороги дает исключительно высокую приживаемость растений даже на таких подвижных барханах, где применение обычных способов культуры в продолжение 50 лет почти не давало результатов.

Проведенные им исследования рельефа и почв Эмбенской нефтеносной пустыни В. А. закончил разработкой способа устройства водоемов для сбора вод поверхностного стока на пологой окраине «соров», с водосбором на обнаженном иллювиальном слое бурых почв, обладающем малой водопроницаемостью. Построенный под его руководством водоем в безводной пустыне с крайне сухим климатом давал ежегодно от 3 до 5 миллионов ведер пресной воды и в течение ряда лет был единственным источником водоснабжения для населения нефтепромысла и орошения сада-парка, созданного им на промысле.

Значительна и педагогическая деятельность В. А. Дубянского. С 1905 по 1918 г. он преподавал ботанику в высших учебных заведениях Петрограда. С 1923 по 1938 г. он состоял профессором и читал специальные курсы в Ленинградском университете и Ленинградском географическом институте, в Тимирязевской с.-х. академии, в Московском и в Воронежском университетах о пустынях и песках Союза ССР, о способах их фитомелиорации и методах освоения, об орошаемом земледелии в пустынях и об их облесении.

В 1938 г. В. А. Дубянский был утвержден в ученой степени доктора биологических наук без защиты диссертации.

С 1950 г. В. А. читает разработанный им курс лекций по песковедению и фитомелиорации песчаных пустынь и песков СССР в Московском университете.

Во многих учреждениях и научных организациях В. А. Дубянским были прочитаны многочисленные лекции и доклады о разработанных им способах защиты от песчаных заносов ирригационных каналов, орошаемых земель и путей сообщения, об агролесомелиорации песчаных пустынь.

Имя В. А. Дубянского широко известно не только в Советском Союзе, но и далеко за его пределами. Его перу принадлежит около 70 печатных работ, которые являются

ценным вкладом в науку о песках и о фитомелиорации их. Более чем за 50-летний период экспедиционных и стационарных исследований песков и пустынь Союза ССР В. А. Дубянским собрана обширная и уникальная по своему значению коллекция фотоснимков и диапозитивов.

Свой творческий талант Владимир Андреевич в течение всей своей жизни направляет на расширение и углубление научных исследований по изучению песков и пустынь, на создание зарождающейся науки песковедения и фитомелиорации песков. Его кипучая энергия, жизнь, исполненная труда, его исключительная принципиальность, характерный для его творческой работы синтез теории и практики — все это вместе взятое делает Владимира Андреевича Дубянского верным слугой своего народа, блестящим и талантливым сыном которого он является.

В. М. Варицева.

Почвенный институт
Молдавского филиала
Академии наук СССР,
Кишинев.

(Получено 13 XII 1957).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

ОБ ИЗДАНИИ «ФЛОРЫ ЧЕХОСЛОВАКИИ»

Биологическая секция Чехословацкой Академии наук 17 мая 1956 г. вынесла решение об издании капитального справочника под названием «Flora ČSR». Новая «Флора» будет представлять собою научный инвентарь всех растительных видов, обитающих на территории Чехословакии в естественном состоянии. Из числа культивируемых видов будут включены только важнейшие, наиболее широко распространенные и хорошо развивающиеся.

«Флора ЧСР» должна явиться результатом самостоятельного исследовательского труда, а не быть компиляцией. В то же время она не мыслится, как собрание разрозненных монографий. Это будет более или менее компактный справочник для ботаников и других лиц, соприкасающихся в теоретическом или практическом аспекте с растительным миром страны.

Языком «Флоры» будет чешский. Однако все диагнозы новых таксонов, а по мере надобности и ключи для определения, будут даваться в конце выпусков на латинском языке.

Важной особенностью нового издания является то, что «Флора», охватывая весь растительный мир Чехословакии, будет состоять из четырех серий: серия A — альгологическая; серия B — миколого-лихенологическая; серия C — бриологическая; серия D — сосудистые растения.

Уже сейчас, наряду с главным редакционным советом (в следующем составе: главный редактор — Ф. А. Новак; члены совета — К. Цейп, Б. Фотт, Й. Футак, И. Кляштерски, А. Пилат, Й. Шмарда; заместители — З. Черногорски, Й. Достал, Й. Хоуфек), созданы редакционные рабочие комиссии по отдельным сериям. Комиссию по серии A возглавляет Б. Фотт, по серии B — А. Пилат, по серии C — Й. Шмарда, по серии D — Ф. А. Новак. Каждый том будет иметь своего редактора.

В порядке подготовки к публикации «Флоры ЧСР» проводится большая работа по созданию схемы регионального деления Чехословакии, по уточнению фитогеографической терминологии, созданию картографической основы для вычерчивания ареалов, по унификации чешских названий растений и т. д. Издается чешский перевод «Международных правил по номенклатуре растений» под редакцией и с комментариями Й. Достала. Ф. Млады готовит общий список сокращений для фамилий авторов таксонов, который намечено опубликовать вместе с краткими биографическими данными в последнем томе «Флоры».

По отдельным сериям проводится следующая работа.

Альгологами составляется терминологический словарь с целью унификации морфологических описаний. Первый том серии (*Chlorococcales*, автор Б. Фотт) должен быть окончен в 1960 г. Всего в этой серии предполагается издать 13 томов, завершив ее в 1973 г.

Наиболее продвинулась работа по миколого-лихенологической серии. Рукопись первого тома (*Gasteromycetes*, под редакцией А. Пилата), объемом в 65 листов, была закончена уже в 1956 г. До 1960 г. намечается завершить еще 3 тома (т. 2 — *Oomycetes*, I, автор К. Цейп; т. 3 — *Aphyllophorales*, I, коллектив авторов; т. 4 — *Polyporaceae*, автор А. Пилат). Таким образом, эта серия будет выходить не в порядке системы, а по мере обработки тех или иных групп.

Первый том бриологической серии намечен к выходу в свет на 1959 г.

Большая работа проводится по серии сосудистых растений. Разрабатывается филогенетическая система, произведено пробное описание некоторых групп. Из намеченных 15 томов серии к 1960 г. должно быть закончено три (т. 1 — Общая часть и *Pteridophyta*, редактор И. Кляштерски; т. 2 — *Gymnospermae—Ranunculales*, редактор И. Кляштерски; т. 3 — *Hypericales—Ericales*, редактор И. Достал).

Литература

Novak F. A. (1956). Flora ČSR. Preslia, *28*, 4 : 436—440.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VIII 1957).

VOL. XLIII APRIL 1958 № 4

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R

CONTENTS

[1] Natural pine-forests growing on patches of sandy soil acattered in the steppe and forest-steppe zones of the USSR.

СОДЕРЖАНИЕ

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Подписано к печати 14/IV 1958 г. М-01734. Бумага $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. 5.
Печ. л. 13.70 + 3 вкл. Уч.-изд. л. 17.45. Тираж 3750. Заказ 530.

1-я тип. Изд.-ва АН СССР. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.